

DOKTORI ÉRTEKEZÉS

Endresz Gábor

2014

**A vezikuláris-arbuszkuláris mikorrhiza-kapcsolat
ökofiziológiai jelentősége eltérő inváziós képességű évelő
pázsitfűfajoknál**

Doktori (Ph.D.) értekezés

Endresz Gábor

Eötvös Loránd Tudományegyetem, Biológiai Intézet, Természettudományi Kar

Biológia Doktori Iskola

Ökológia, Konzervációbiológia és Szisztematika Program

Doktori Iskola vezetője: Dr. Erdei Anna, MTA rendes tagja, egyetemi tanár

Programvezető: Dr. Podani János, MTA levelező tagja, egyetemi tanár

Témavezető: Dr. Kalapos Tibor, egyetemi docens

Eötvös Loránd Tudományegyetem, Természettudományi Kar, Biológiai Intézet,

Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai Tanszék

Budapest

2014

TARTALOMJEGYZÉK

A dolgozatban használt jelek és rövidítések.....	1
I. BEVEZETÉS ÉS IRODALMI HÁTTÉR.....	3
I.1. Ökofiziológiai tűrőképesség és az abiotikus környezet.....	5
I.2. A növényi inváziók	5
I.3. Az arbuszkuláris mikorrhiza (AM)	6
I.4. Az arbuszkuláris mikorrhiza szerepe a növényi inváziókban	11
I.5. Természetvédelmi vonatkozások	15
I.6. Célkitűzések	16
II. 1. ESETTANULMÁNY	18
Abiotikus tényezők hatása a <i>Brachypodium pinnatum</i> fenológiájára, fotoszintézisére és mikorrhizáltságára.....	18
II.1. Anyag és módszer	19
II.1.1. A mintavételi terület jellemzése	19
II.1.2. A tollas szálkaperje (<i>Brachypodium pinnatum</i>)	20
II.1.3. A lösnövényzet és a <i>Brachypodium pinnatum</i> gyepek bemutatása	21
II.1.4. Az átültetés terepi elrendezése	23
II.1.5. A mikroklíma mérése	24
II.1.6. A hajtásmorfológia és fenológia nyomon követése.....	25
II.1.7. A hajtásmorfológiai adatok feldolgozása	25
II.1.8. Klorofill fluoreszcencia mérése	26
II.1.9. A mikorrhizáltság mérése	27
II.1.10. Az adatok statisztikai feldolgozása.....	30
II.2. Eredmények.....	30
II.2.1. A mikroklíma jellemzése.....	30
II.2.2. Hajtásmorfológia és fenológia.....	32
II.2.3. A klorofill fluoreszcencia-indukciós mutatók	36
II.2.4. A gyökök mikorrhizáltsága	39
II.3. Eredmények értékelése.....	43
III. 2. ESETTANULMÁNY	46
Lokális térfoglaló és inváziós fűfajok dominánssá válásának hatása nem-inváziós fűvek mikorrhizáltságára.....	46
III.1. Anyag és módszer	46
III.1.1. A mintavételi területek jellemzése	46
III.1.2. A fülöpházi mintavételi terület homoki vegetációja és a vizsgált fajok bemutatása	49

III.1.3. Mintavétel.....	51
III.1.4. Mikorrhizáltság becslése	52
III.1.5. Az adatok statisztikai feldolgozása.....	52
III.2. Eredmények.....	53
III.3. Eredmények értékelése.....	60
IV. 3. ESETTANULMÁNY	64
Talajszárazodásra adott növényi válaszok mikorrhiza-kapcsolattal és anélkül inváziós és nem inváziós	
fűveknél.....	64
IV.1. Anyag és módszer	65
IV.1.1. A vizsgált fajok bemutatása	65
IV.1.2. A kísérlet menete.....	66
IV.1.3. A növények növekedését leíró változók.....	68
IV.1.4. A levelek víztartalmát és durva szerkezetét leíró változók	68
IV.1.5. A növények fotoszintézisét leíró változók	69
IV.1.6. A növények mikorrhiza-kolonizáltságát leíró változók	70
IV.1.7. Alkalmazott statisztikai módszerek.....	70
IV.2. Eredmények.....	70
IV.2.1. Növekedésanalízis, biomassa és levélszerkezet	70
IV.2.2. A szárazságkezelés és talajsterilizálás hatása a vizsgált fajok fotoszintézisére	79
IV.2.3. A gyökök mikorrhizáltsága	82
IV.3. Eredmények értékelése.....	83
V. KÖVETKEZTETÉSEK	87
VI. ÖSSZEFOGLALÁS.....	91
VII. SUMMARY	92
VIII. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	93
IX. IRODALOMJEGYZÉK.....	94
X. FÜGGELÉK.....	115

A dolgozatban használt jelek és rövidítések

a%	Arbuszkulumok gyakorisága a mikorrhizált gyökérrészben
A%	Arbuszkulumok gyakorisága a teljes gyökérzetben
ETR	Fotoszintetikus elektronszállító sebesség
F%	A mikorrhizáltság gyakorisága
Fv/Fm	PSII maximális fotokémiai hatékonysága
Fv'/Fm'	PSII antennák fényenergia befogási hatékonysága
g _s	Sztómás vízpárovezetés (mol víz m ⁻² s ⁻¹)
LA	Levél területe (m ²)
LAR	Száraztömegegységre jutó levélfelület (m ² levél kg ⁻¹ növény)
LD	Átlagos levélszöveti sűrűség (g cm ⁻³)
LT	Levélvastagság (mm)
LW	A levél száraztömege (g)
LWR	Levelek tömegaránya a növényegyeden belül (g levél g ⁻¹ növény)
M%	A mikorrhizáltság intenzitása a teljes gyökérzetben
NPQ	Nem-fotokémiai fluoreszcencia kioltás
PAR	Fotoszintetikusán aktív besugárzás erőssége (μmol foton m ⁻² s ⁻¹)
P _n	Nettó fotoszintézis üteme (μmol CO ₂ m ⁻² levél s ⁻¹)
PSII	Kettes fotokémiai rendszer
PWUE	Pillanatnyi fotoszintetikus vízhasznosítási hatékonyság (mmol CO ₂ mol ⁻¹ víz)
RGR	Relatív növekedési ütem (g szárazanyag g ⁻¹ növény nap ⁻¹)
RWC	Relatív víztartalom (%)
RWR	Gyökérzet tömegaránya a növényegyeden belül (g gyökér g ⁻¹ növény)
qP	Fotokémiai fluoreszcencia kioltás
SLA	Fajlagos levélterület (m ² levél kg ⁻¹ levél)
SLW	Fajlagos levéltömeg ({ 1/SLA } * 10 ³ , g levél m ⁻² levél)
SW	A hajtás száraztömege (g)
SWC	Levél fajlagos víztartalma (g víz m ⁻² levél)
SWR	A hajtás részesedése a növényegyed össztömegéből (g hajtás g ⁻¹ növény)
StWR	A szár részesedése a növényegyed össztömegéből (g szár g ⁻¹ növény)

v%	Vezikulumok gyakorisága a mikorrhizált gyökérrészben
V%	Vezikulumok gyakorisága a teljes gyökérzetben
WSD	Levél vízhiánya (% , 100-RWC)
WUE	Vízhasznosítási hatékonyság (mmol CO ₂ mol ⁻¹ elpárologtatott víz)
ΦPSII	PSII aktuális fotokémiai hatékonysága

A dolgozatban a fajnevek Simon (2000), a társulásnevek Borhidi (2003) nevezéktanát követik.

I. BEVEZETÉS ÉS IRODALMI HÁTTÉR

Az emberi tevékenység nem csak közvetlen módon fenyegeti a természetes élőlényközösségeket (élőhelypusztítás, fragmentáció, környezetszennyezés), hanem csökkenti azok ellenálló képességét idegenhonos, agresszíven terjedni képes, ún. inváziós fajokkal szemben (Standovár & Primack 2001). A növényi inváziók jelentik az egyik legnagyobb veszélyt a biodiverzitásra (Lövei 1997, Vitousek *et al.* 1997, Mack *et al.* 2000). Ezért mind az ökológia, mind a természetvédelmi biológia egyik fontos feladata felderíteni az inváziós események hátterét, esetleges okait és ezek ismeretében lehetséges védekezési módokat megfogalmazni. Szükség van olyan elméletekre, amelyek gyakorlati alkalmazásával egyrészt kontrollálni lehet a már behurcolt inváziós fajokat, valamint jövőbeni, lehetséges inváziós események veszélyességét tudjuk előre meghatározni (Rejmánek & Richardson 1996). Az inváziós képességet alapvetően kétféle megközelítésben lehet vizsgálni. Egyrészt a növényi oldalról, vagyis milyen tulajdonságok tesznek képessé fajokat, hogy adott élőhelyen inváziós növényként viselkedjenek. Másrészt a közösség oldaláról, azaz mennyire képes ellenállni az invázióknak, és milyen tulajdonságok befolyásolják rezisztenciáját (pl. Burke & Grime 1996, Rejmánek & Richardson 1996). Sok olyan tulajdonságot mutattak ki különböző fajoknál, amelyek alkalmassá tehetik azokat sikeres invázióra (pl. korai reprodukció és csírázás, jó terjedőképesség, nagy maghozam, kis magméret, amelyek segítségével gyorsan tudják hasznosítani a hirtelen rendelkezésre álló forrásokat). Azonban csakúgy, mint a növények inváziós képessége, az élőhelyek tulajdonságai, ellenálló képessége is fontos szerepet játszik az ilyen események létrejöttében (Bazzaz 1986, Crawley 1987, Pysek & Prach 1993). Egy közösséget akkor nevezhetünk előzőnölhetőnek, ha egy behurcolt faj képes megtelepedni és tartósan fennmaradni. Többek között a zavarás, a fragmentáció olyan tulajdonságok, amelyek sérülékenyebbé teszik az élőhelyeket inváziókkal szemben (Moore 2000).

Az inváziós fajok jobb kompetíciós képességüknek köszönhetően képesek megtelepedni és tömegesen terjedni természetes életközösségekben, ezáltal megváltoztatva azok eredeti kölcsönhatásait és fokozatosan kiszorítva egyes őshonos fajokat. Ennek hátterében egyrészt életmenetbeli, másrészt fiziológiai tulajdonságaik állnak. Az élettelen környezet megváltozásakor különösen fontos szerep jut az ökofiziológiai tolerancia-sajátságoknak, valamint az e sajátságokban mutatózó variációnak a növény terjedése szempontjából. Azonban a biotikus környezet megváltozása is befolyásolhatja a különböző ökofiziológiai toleranciájú növények közötti kompetíció kimenetelét, pl. a megváltozott szimbiotikus kölcsönhatások akár előnyt, akár hátrányt is jelenthetnek egy növényfajnak. A növényi inváziók

során az inváziót elszenvedő, természetes életközösségben jelen lévő növények szempontjából a terjedő idegenhonos növényfaj miatt gyorsan változik a biotikus környezet. Az inváziós növény szempontjából pedig akár az abiotikus környezet is újdonság lehet, ha az eredeti élőhely termőhelyi adottságai nem teljesen egyeznek meg az új élőhelyével. Ezért mindkét esetben fontos lehet a növényeknek a környezet megváltozására adott rugalmas válasza. Egy növényfaj vizsgálatakor a környezet változásának hatására az ökofiziológiai sajátságokban bekövetkező változások hátterében kétféle mechanizmus állhat. Az egyik a vizsgált faj/populáció genetikai változatossága, a másik pedig a fenotípusos plaszticitás (Richards *et al.* 2006). Fenotípusos plaszticitásnak egy genotípus azon képességét nevezhetjük, amely lehetővé teszi, hogy valamely környezeti hatás következtében megváltoztassa fenotípusát (Price *et al.* 2003). Ebbe a tárgykörbe tartozik minden olyan, az élőlény fenotípusában megjelenő változás, amely elősegíti túlélését a környezeti változások során. Ezek a változások érinthetik a szervezet morfológiáját, fiziológiai folyamatait, fenológiáját vagy akár a szimbiotikus kapcsolataiban megmutatkozó rugalmasságot is, megjelenhetnek rövidebb távon, vagy végigkísérhetik a szervezet egész életét is. Fenotípusos plaszticitásnak eredetileg adott genotípus különböző környezetekben végbemenő ontogenezise során megmutatkozó fenotípusos varianciáját hívták, de tágabb értelemben fenotípusos plaszticitásnak nevezünk minden környezeti hatásra bekövetkező változást az élőlény fenotípusában, így pl. a környezethez való akklimatizációt is (Kelly *et al.* 2012). A növény fenotípusának megváltoztatásával mérsékelheti a korlátozó környezeti tényező hatását, így képes fenntartani működését szélsőséges környezetben, vagy optimális környezeti feltételek mellett hatékonyabb forrásfelhasználásra nyílik lehetősége. A fenotípusos plaszticitás mértéke eltérő lehet mind környezeti tényezőnként, mind a különböző növényi sajátságok esetében (Dong & de Kroon 1994, Bazzaz 1996, Lambers *et al.* 1998, Yamashita *et al.* 2002, Lehman & Rebele 2005, Richards *et al.* 2006). Hazai és külföldi kutatási eredmények is utalnak arra, hogy a növény élettani jellemzői, és a hozzájuk kapcsolódó morfológiai struktúrák fenotípusos rugalmassága elősegítheti, hogy egyes fajok sikeresen népesítsenek be térben heterogén vagy időben változékony élőhelyeket (pl. Fekete & Szujkó-Lacza 1973, Fekete 1974, Sims & Pearcy 1992, Bazzaz 1996, Yamashita *et al.* 2000, 2002, Kalapos & Csontos 2003, Mojzes *et al.* 2003, 2005, Sage & McKown 2006). Nem sok esetben vizsgálták eddig a mikorrhiza gombák szerepét növényi inváziókban (Goodwin 1992, Hawkes *et al.* 2006, van der Putten *et al.* 2007).

I.1. Ökofiziológiai tűrőképesség és az abiotikus környezet

Fajok megtelepedését és sikeres fennmaradását egy adott élőhelyen számos tényező befolyásolja. Akkor tud egy növényfaj könnyen meghódítani új területeket, ha megfelelően nagy fiziológiai és fenotípusos plasztikussággal rendelkezik, vagy megtelepedés után képes genetikai differenciáció segítségével gyors evolúciós változásokon átesni (Richardson & Pyšek 2006). Számos kutatás vizsgálta a plasztikusság és a gyors evolúciós képesség relatív fontosságát (Reznick & Ghalambor 2001, Bossdorf *et al.* 2005). Így egy növényfaj elterjedésének fontos szabályozói a termőhelyi adottságok, vagyis az abiotikus környezet. A hőmérséklet, nedvességtartalom és a fényklíma a megtelepedés utáni időszakban fontos meghatározója a faj rövid idejű túlélésének. Amennyiben e fizikai változók a növény toleranciahatárán belül vannak, a tartós fennmaradást a közösségben előforduló egyéb élőlények sokrétű kölcsönhatásai befolyásolják. Azonban ha kívül esnek, a faj szükségszerűen elpusztul az adott területen, még ha a környezet ilyen gátló hatása csak bizonyos időszakban érvényesül is.

I.2. A növényi inváziók

Napjaink egyik legégetőbb természetvédelmi problémája az új élőhelyre behurcolt idegenhonos növények tömeges elszaporodása (inváziója), és ennek nyomán a helyi biológiai sokféleség csökkenése, ill. az ökoszisztéma működések és szolgáltatások módosulása (Mihály & Botta-Dukát 2004, Millennium Ecosystem Assessment 2005). Az özöngyomok elszaporodása ma már komoly gazdasági veszteségeket és közegészségügyi problémákat is okoz (Török *et al.* 2003, Pimentel *et al.* 2005). Nem csoda, hogy a növényi inváziókkal foglalkozó kutatás és szakirodalom az utóbbi két évtizedben ugrásszerűen bővült (Botta-Dukát 2004). Számos, részben átfedő elmélet látott napvilágot annak magyarázatára, hogy milyen mechanizmusnak tulajdonítható az idegen faj sikeressége új élőhelyén (jó összefoglalását lásd pl. Hierro *et al.* 2005, Mitchell *et al.* 2006, Richardson & Pyšek 2006 munkáiban). Ilyenek az ellenségtől mentesülés (Keane and Crawley 2002), közösségre nézve új fegyverek birtoklása (Callaway & Ridenour 2004, Callaway *et al.* 2008), fokozott kompetíciós erély gyors evolúciója (Blossey & Nötzold 1995, Bossdorf *et al.* 2005), ingadozó forrás-hozzáférhetőség az élőhelyen (Davis *et al.* 2000), üres ökológiai niche betöltése (Moles *et al.* 2008), vagy a helyi közösség invázió okozta összeomlása miatt csökkent ellenállása a behatolóval szemben (Simberloff & Von Holle 1999). Az élőhelyi biotikus tényezők közül a növények számára egyik legfontosabb a talaj mikrobiotájával való kapcsolat, ezen belül is kiemelendő a mikorrhiza-

képző gombákkal való együttélés. A gyepeket meghatározó lágyszárú növények leggyakrabban vezikuláris-arbuszkuláris mikorrhizát képeznek.

A hazai évelő pázsitfűfélék között honos vagy archeofiton meghonosodott fajok mutatnak inváziós jelenségeket (tömegesen nyomulnak be új élőhelyekre, ahol jelentősen csökkentik a honos fajok diverzitását és módosítják az ökoszisztéma működését), ezért ezeket a fajokat ún. honos inváziósnak tekintjük (Valéry *et al.* 2008, 2009). Az általam vizsgált fajok közül ilyen tulajdonságokat mutat az archeofiton csillagpázsit (*Cynodon dactylon*), amely Holm *et al.* (1977) szerint a világ egyik legagresszívabb gyomfaja, ill. a honos siskanád (*Calamagrostis epigeios*), amely új élőhelyekre képes betörni és ott tömeges elterjedésével az élőhely degradációját idézi elő (Sedláková & Fiala 2001, Somodi *et al.* 2008). Ezeket a fajokat a továbbiakban az egyszerűség kedvéért inváziós fajnak tekintem. A tollas szálkaperje (*Brachypodium pinnatum*) és a fenyérfű (*Bothriochloa ischaemum*) a vizsgált természetközeli társulások elemei, bolygatásra azonban gyakran elszaporodnak, ezért ezeket a fajokat jelen dolgozatban az inváziós és a nem inváziós fajok közötti átmeneti státuszú, ún. „lokális térfoglaló” kategóriába sorolom.

I.3. Az arbuszkuláris mikorrhiza (AM)

A mikorrhiza-gomba kapcsolat ősi és általánosan elterjedt a szárazföldi növények körében, csupán néhány rokonsági körben (pl. Brassicaceae, Caryophyllaceae, Cyperaceae) ritka (Wang & Qiu 2006). A leggyakoribb típusa (a virágos növényfajok több, mint 80%-nál találjuk meg) e formációknak az ún. arbuszkuláris mikorrhiza (AM), melyet a gombapartner által a gyökéren belül kialakított képletekről neveztek el (Harrison, 1997). Ez a kapcsolat már jelen lehetett a növényekben a szárazföld meghódítása során is (Pirozynski & Malloch, 1975). A növény-mikorrhiza asszociációt általában mutualista interakcióként írják le. A szimbiózis révén javul a növény ásványi tápanyag- és vízellátása, ezáltal kompetíciós ereje és stressztűrő képessége, gyökere pedig védelmet élvez egyes kártevőkkel szemben (Newsham *et al.* 1995, Takács & Vörös 2003). Cserébe a mikorrhiza-partner a növény szénasszimilátumainak jelentős részét, akár 20%-át is elvonhatja (Smith & Read 2008). A szimbionta-gomba számos tulajdonsággal járul hozzá a növényfajok sikerességéhez. A legismertebb és elsődleges szerepet játszó ilyen mechanizmus a növény ellátása a talajból egyébként nehezen mobilizálható tápanyagokkal, melyek elsősorban a foszfor, de nitrogén és cink is lehetnek (Smith & Read 2008). Azonban sok esetben megfigyelték, hogy a kevésbé tápanyaglimitált talajokkal jellemezhető élőhelyeken (pl. a mérsékelt övben) élő növények nem függenek annyira a

mikorrhiza-kapcsolattól, mint a tápanyagszegény élőhelyek növényei (pl. a trópusokon). A növények tápanyag-felvételi kapacitása a mikorrhizán túl még a gyökérrendszer morfológiájától is függ. Nevezetesen a gyakran elágazó, hosszú gyökerekkel és számos gyökérszőrrel rendelkező, azaz sűrű gyökérzetű növények sikeresebbek ezen a téren mikorrhiza nélkül, mint a ritkán elágazó, rövid gyökerekkel és kevés gyökérszőrrel rendelkező, vagyis laza gyökérzetű növények (szintén mikorrhiza nélkül). Így az előbbieknek látszólag kevesebb előnyük származna a szimbiózisból, mint az utóbbiaknak, hacsak nincsenek egyéb faktorok, melyek miatt a növénynek megtérül nem védekezni a gomba ellen (Newsham *et al.* 1995). Az AM a gyökéren kívül is szerteágazó hifahálózatot (extramátrikális micélium) alkot, de nem képez hifaköpenyt a gyökerek köré. A növények akkor profitálnak különösen a gombapartnerből, amikor a talaj tápanyagszegény, vagy legalábbis a növény számára szükséges anyagok nehezen hozzáférhetők. Tápanyagban gazdag talajban, ill. szimulált laboratóriumi kísérletekben kimutatták, hogy a mikorrhiza fertőzöttség akár a növények csökkent vitalitását is okozhatja, hiszen a tápanyagokat maga is fel tudja venni, míg a gombába továbbra is transzportálódnak a szénvegyületek (Brundrett, 1991).

A növényfajok mikorrhiza-függőségét általában úgy definiálják, hogy mekkora különbség mérhető mikorrhiza nélküli és mikorrhizás kezelések között a növények növekedésében (Klironomos 2003). Janos (2007) szerint ez inkább a növényi válaszkészséget mutatja meg, a függőséget pedig azzal a legalacsonyabb foszforkoncentrációval jellemzi, amelyen a növény még képes mikorrhiza nélkül is nőni. A különböző növényfajok mikorrhiza hatására bekövetkező növekedési válaszaiban nagy eltérések lehetnek (Pringle *et al.* 2009), ezt ráadásul befolyásolhatja a talaj foszforellátása is. A növények általában foszforlimitált környezetben adnak pozitív növekedési választ mikorrhiza jelenlétére (Smith & Smith 2011). A növényfajok mikorrhiza-függőségük alapján három csoportba oszthatók: obligát mikorrhiza-függők, fakultatív mikorrhizáltak és mikorrhiza kapcsolatra nem támaszkodók. Az obligát mikorrhiza-függő növények gombapartner jelenléte nélkül nem képesek a szaporodáshoz szükséges fejlettséget elérni, a legtöbb kísérlet során még fiatal korukban elpusztulnak. A fakultatív mikorrhizált növények a gombapartner jelenlétében természetes körülmények között gyorsabb növekedést, nagyobb biomasszát realizálnak, általában sikeresebbek, mint mikorrhiza nélkül. E növények függésének mértékét még környezeti tényezők is befolyásolhatják (pl. a talaj tápanyag-ellátottsága). Az eredendően mikorrhiza nélküli növények természetes körülmények között nem fertőződnek mikorrhiza-gombával. Ezeknek olyan sajátosságokkal kell rendelkezniük, melyek megakadályozzák a gomba gyökérbe való behatolását. A kutatások során több ilyen mechanizmust is felvetettek, illetve néhány bizonyítást is nyert – pl. gomba-

inhibitorok termelése, sőt akár kibocsátása is a rizoszférába (Fontenla *et al.* 1999) –, ill. a rizodermisz-sejteken olyan receptorok hiánya, melyek egyébként fontos szerepet játszanak a növény-gomba kölcsönös felismerésben (Harrison, 1997). A tápanyag-felvételen kívül több olyan jelenséget is leírtak, mely a szimbiózisban fontos lehet a növény számára (Newsham *et al.* 1995). Az AM gomba limitálhatja toxikus anyagok felvételét, mint amilyenek a nehézfémek is. Javíthatja a növények vízgazdálkodását, részint közvetlen vízfelvétellel (Brundrett, 1991), részint azzal, hogy a szárazságstressz alatt is megőrzi a gyökér-talaj kontinuumot (Entry *et al.* 2002). Növelheti a növényevők elleni védelmet és a talajban lévő különböző patogén gombák elleni rezisztenciát.

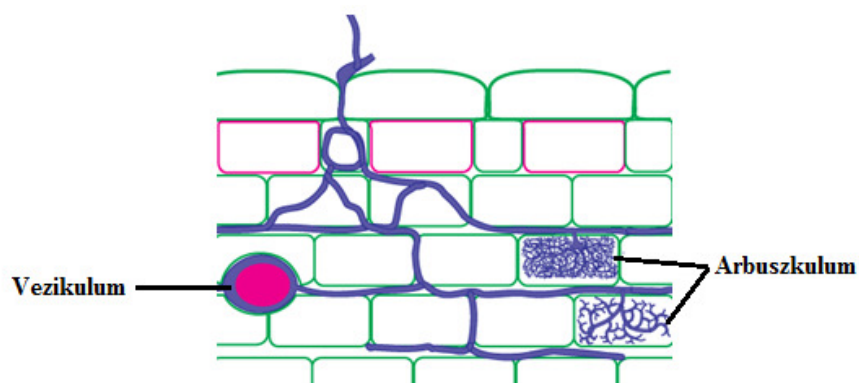
Mivel az obligát biotróf AM gombapartner esetében az eddig leírt kb. 230 faj (Schüßler & Walker 2010) képez szimbionta kapcsolatot a szárazföldi növények közel 90 %-ával (több, mint 200 ezer növényfaj), ez az együttélés szükségképpen nem fajspecifikus. Adott növényfajt többféle gomba is kolonizálhat, illetve adott gombafaj sok növényfajjal képes kialakítani szimbiózist. Az együttműködés hatékonysága eltérő lehet különböző AM gombapartnerekkel (van der Heijden *et al.* 1998). Azt, hogy éppen milyen fajok között alakul ki kapcsolat, erősebben befolyásolja a gyökerek szerkezete és az abiotikus környezeti tényezők (edafikus és klimatikus faktorok), mint a gazda-gomba specificitás. Az egyes gombafajok különbözhetnek egymástól abból a szempontból is, hogy milyen előnyöket és azokat milyen mértékben képesek nyújtani a növénynek. Így pl. lehet, hogy az egyik faj inkább a növény patogénekkal szembeni rezisztenciáját növeli, míg a másik eredményesebb a tápanyagok felvételében. A növény- és gombataxontól, illetve környezeti feltételektől függően mutualizmus helyett gazda-parazita kapcsolat is kialakulhat (Klironomos 2003). A növény előnyben részesítheti a vele leghatékonyabban együttműködő mikorrhiza fajt és ezzel nagyban befolyásolhatja a talaj AM gombaközösségének összetételét (Bever *et al.* 2008, Zhang *et al.* 2010).

A gyökér aktív növekedési szakaszának kezdetén a legérzékenyebb a mikorrhiza fertőződésre. Ekkor a környező talajban jelen kell lennie a gomba valamely fertőzőképes képletének (spóra, hifa, mikorrhizát tartalmazó gyökérdarab) a sikeres szimbiózis kialakulásához (Brundrett, 1991). A hifa a gyökér felszínéhez érkezik egy ún. appresszóriumot képez, mely a gazda-gomba felismerés első lépése, ugyanis ez a képlet nem fejlődik ki eredendően mikorrhiza-mentes növényfajoknál, ill. gombatáptalajon. A gyökérbe való behatolás a gyökérepidermisz-sejtek között történik, majd a gomba a kéregsejtek között intercelluláris hifahálózatot hoz létre (1. rajz). A külső kéregsejtekben intracelluláris hifahurkok (coil) alakulhatnak ki (1.D kép). Az arbuszkulumok általában a belső kéregsejtekben jönnek létre, mégpedig úgy, hogy a gombahifa áttöri a növényi sejt falát, mely sejt plazmamembránja

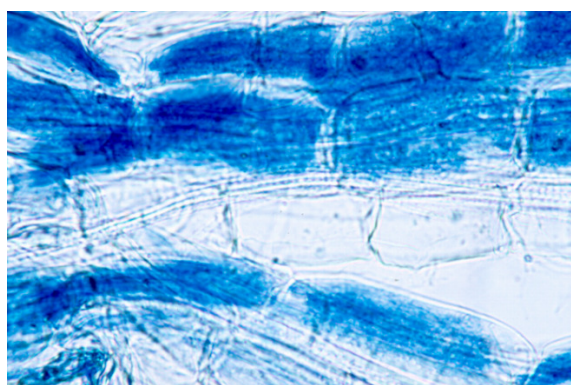
betűródik és létrejön egy sűrűn elágazó, nagy felületű, terminális struktúra, az arbuszkulum (1. A, B kép). Ezekben a képletekben a növény és a gomba plazmáját csak membránjaik választják el, melyeken keresztül létrejöhet a kívánt anyagok transzportja mindkét irányba. Így nem meglepő, hogy az arbuszkulum a szimbiózis kulcsfontosságú eleme, a szimbiózis funkcionalitásának indikátora (Koske *et al.* 1992). Egyes esetekben az intracelluláris hifahurkok gyakorisága jóval nagyobb, míg arbuszkulumok alig fordulnak elő. Azt feltételezik, hogy ilyenkor az anyagtranszport a hifahurkok és a gyökérsejtek között jelentőssé válik (Smith & Smith, 1996). Az arbuszkulumok efemer képződmények, hiányozhatnak inaktív gyökérmintákból. A gombafajok egy része vezikulumokat is formál, melyek a gyökér kéregsejtjei között, hifák végein kialakuló gömbölyded képletek (1. C, D kép). Lipid tartalmuk miatt raktározó funkciót tulajdonítanak nekik (Harrison, 1997). A mikorrhiza-gomba abiotikus környezeti tényezők iránti toleranciája jelentősen befolyásolja mind a különböző gombafajok közötti kapcsolatokat (pl. kompetíció), mind a gazdanövény környezetre (pl. szárazságstressz) adott választ. Jelentős a variabilitás a gombafajok között, de akár egy fajon belül is, az edafikus és klimatikus faktorok toleranciájában, ami valószínűleg adott körülményekhez történő adaptáció eredménye (Brundrett, 1991).

A mikorrhiza gomba a talajban hifahálózatot alkot, amely felveszi a tápanyagokat és különböző növények között is összeköttetést teremt. Egyetlen gombaegyed hifái is számos gazdanövényvel lehetnek kapcsolatban, és így egy ún. közös tápanyag raktárt alakítanak ki. Azt azonban nem tudjuk, hogy az egyes növényegyedek milyen arányban férhetnek hozzá ehhez a raktárhoz. A mikorrhiza akár a növények kompetitív képességei között fennálló különbségeket is csökkentheti. Így ezek a növényfajok hasonlóbb erősségű kompetítorok lehetnek, mint lennének mikorrhiza nélkül. Egyes vizsgálatok azt mutatják, hogy a mikorrhiza magas diverzitás fenntartását eredményezheti e hatásokon keresztül (versengést mérséklő tápanyagtranszport növények között, a gyökerek működési hasonlóságának növelése, Brundrett, 1991). Azonban más vizsgálatok ennek pont az ellenkezőjét találták. Smith *et al.* (1999) vizsgálatai magasfüvű prérin kimutatták, hogy mind a domináns fűfajok eltávolítása, mind a mikorrhiza gombák mennyiségének csökkentése fungiciddal a diverzitás emelkedését okozta. A mikorrhiza hatása a diverzitásra valószínűleg olyan komplex folyamat, amely különböző élőhelyeken más-más eredményre vezet. Ha például a domináns fűfajok (amelyek „elnyomják” a többi fajt) erősen mikorrhiza-függőek, a gombapartner gátlása (pl. fungiciddal) azok abundanciájának csökkenését eredményezi, ami lehetővé teszi szubdomináns és ritka fajok előretörését, és így növeli a fajgazdagságot (Smith *et al.* 1999). Míg olyan esetekben, amikor éppen a szubdomináns fajoknak van nagyobb szükségük a mikorrhiza-partnerre a hatás

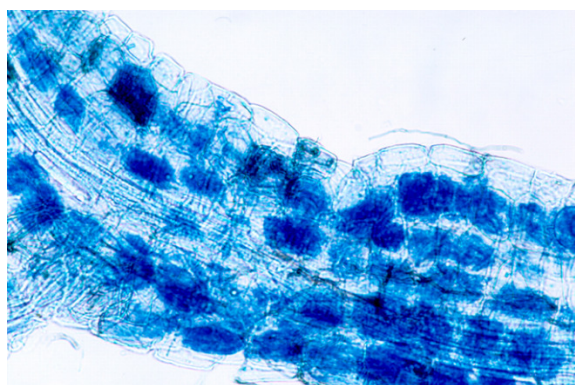
pont ellenkező lehet. A mikorrhiza tehát jelentős hatással van a növényközösségek kompetitív mintázataira (Smith *et al.* 1999).



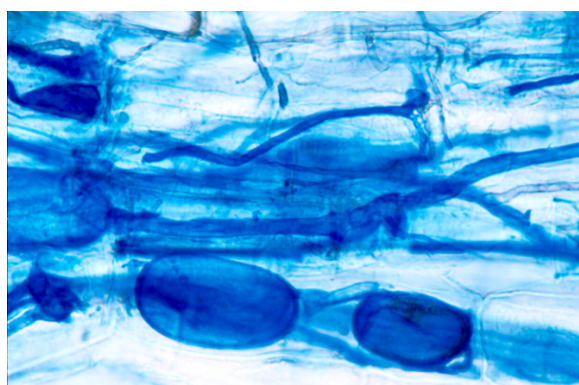
1. rajz. Mikorrhiza-képletek a gyökérben. Brundrett *et al.* (1996) alapján.



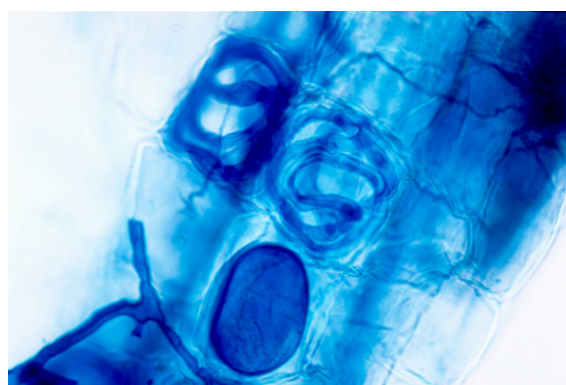
A



B



C



D

1. kép. A) arbuszkulumok (400x), B) arbuszkulumok (200x), C) vezikulumok (400x), D) vezikulum és hifahurok (400x) (saját felvételek, anilinkék festés)

I.4. Az arbuszkuláris mikorrhiza szerepe a növényi inváziókban

Újabban a kutatók figyelme a talaj élővilágának, főleg a mikrobiótának, a növényi invázióban játszott lehetséges közvetítő szerepére irányul (Klironomos 2002, Fitter 2005, Reinhart & Callaway 2006). Az arbuszkuláris mikorrhiza (AM) gombák ebben a tekintetben kiemelten fontosak lehetnek széles elterjedésük és az életközösségekben és ökoszisztémákban betöltött kulcsfontosságú szerepük miatt (Brundrett 1991, Rillig 2004). Bár átfogó adatokkal még nem rendelkezünk az inváziós növényfajok AM kapcsolatáról, mégis valószínűsíthető, hogy sikeresebb a növény inváziója, ha nincs specifikus AM partnerre utalva (Pringle *et al.* 2009). Az új élőhelyre jutásnál feltétel, hogy a kizárólagos AM szimbionta a gazdanövénygel együtt utazzon. Ennek általában kicsi az esélye (pl. maggal terjedéskor), bár idegenhonos fajok cseréje (pl. kertészeti célból) történhet földlabdával, így akár a kizárólagos AM gomba asszociált fajok is özöngyomokká válhatnak (Richardson *et al.* 2000, Shah *et al.* 2009b). Fakultatív szimbiózis esetén az új élőhely idegen AM fajkészletével nehezebb az új gombakapcsolat létesítése vagy az új gombapartnerrel kevésbé hatékony az együttműködés. Például a fehér akác (*Robinia pseudo-acacia*) AM gomba szimbiózisából adódó előny a növény eredeti élőhelyén nagyobb volt, mint akár a honos amerikai kontinensen új élőhelyekre terjedő vagy az európai inváziós állományokban (Callaway *et al.* 2011). Az AM gombapartner költsége – a növénytől elvont asszimilátumok mennyisége – magas lehet (Douds *et al.* 1988), így egy nem-mikorrhizás idegen faj mentesülve ez alól asszimilátumainak nagyobb hányadát fordíthatja növekedésre és kompetíciós erélyének fokozására. Ez előnyt jelenthet olyan környezetben, ahol az őshonos fajok többsége mikorrhizás. A vizsgálatok egy része megerősíti ezt az elképzelést: kisebb gyakorisággal észleltek AM kolonizációt egyes inváziós növényfajoknál, mint a nem inváziós őshonos növényeknél (Vogelsang *et al.* 2004, Pringle *et al.* 2009). Sőt, a közönséges orbáncfű (*Hypericum perforatum*) esetében kimutatták, hogy a faj észak-amerikai inváziós populációinál a növény AM függősége mérsékeltebb, mint az őshonos európai élőhelyeken. Ez a behurcolást követő gyors mikroevolúciós változásokkal magyarázható (Seifert *et al.* 2009). Olyan élőhelyeken, ahol a talaj AM gombaközössége eleve szegényes (pl. a szukcesszió korai szakaszában vagy szántókon a gyakori bolygatás nyomán) a sikeres inváziós növények sokszor a nem mikorrhizás rokonsági körökből (pl. Brassicaceae, Amaranthaceae) kerülnek ki (Reeves *et al.* 1979, Goodwin 1992, Richardson *et al.* 2000). Ugyanakkor ellenkező eredmények is ismertek, amikor az inváziós növény jelentős, akár a helyben honos fajokét meghaladó mértékű AM kolonizáltságot mutatott új élőhelyén. Például, az észak-amerikai prérit előzőnlő európai *Centaurea maculosa* jóval nagyobb mértékben volt

AM gomba kolonizált, mint a préri honos fajai (Marler *et al.* 1999). Greipsson & DiTommaso (2006) gazdagabb AM gombaközösséget figyelt meg a talajban három, fás szárú erdei inváziós faj által borított területen, mint az ezektől mentes szomszédos erdőben. Nagy-Britanniában a behurcolt növényfajok elsősorban az erősen mikorrhizált családokba tartoznak (Fitter 2005). A nálunk is veszélyes özöngyom, az ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia*) intenzív AM kapcsolattal rendelkezik új élőhelyein (Fumanal *et al.* 2006). A himalájai Kasmíri-völgy 63 inváziós vagy idegenhonos növényfajának 93%-a rendelkezett AM gomba-szimbiontával, és a mikorrhizáltság mértéke a legtöbbször magas volt (Shah *et al.* 2009a). Hazai homokpusztagyeppek növényei között egyes inváziós fajok (*Ailanthus altissima*, *Asclepias syriaca*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Conyza canadensis*) jelentős fokú mikorrhizáltságot mutattak, míg más özöngyomok ugyanitt nem (*Cenchrus incertus*, *Senecio vernalis*) vagy csak kevésbé (*Tragus racemosus*) voltak mikorrhizáltak (Kovács & Szigetvári 2002). Alföldi vegyes lombú erdőben az inváziós *Robinia pseudo-acacia*-nál is jelentős AM gomba-kapcsolatot mutattak ki (Kovács & Bagi 2001). A legújabb kutatások szerint az AM gombafajok egy része igen széles földrajzi elterjedéssel bír, és az idegenhonos behurcolt növények – közöttük inváziós fajok is – sokszor ezekkel a generalista mikorrhiza partnerekkel társulnak új hazájukban (Moora *et al.* 2011). Egy üvegházi monokultúrák kísérletében generalista AM gombával történő beoltás fokozta a növény növekedését az inváziós *Sapium sebiferum*-nál, míg nem volt hatása vagy lassította a növekedést öt őshonos fajfajnál Észak-Amerika délkeleti részén (Nijjer *et al.* 2004). Mindezek alapján megállapítható, hogy az inváziós növények kevésbé ráutaltak az AM szimbiózisra, de nem feltétlenül kevésbé mikorrhizáltak, mint a nem inváziós fajok. Ennek oka, hogy AM szimbiózisuk fakultatív és/vagy nem specifikus, széles elterjedésű, generalista AM gomba partnerekkel valósul meg. Kovács (2008) a magyarországi növényfajok mikorrhizáltságának áttekintésekor arra a következtetésre jutott, hogy az inváziós fajok amennyiben mikorrhiza képzők, úgy leginkább kevésbé specifikus AM gombákkal kapcsolódtak. Éppen ez az opportunistáknak jellemző vonás jelenthet előnyt az invázióban: attól függően, hogy a konkrét kolonizált életközösségben milyenek a feltételek, az özöngyom hasznosítja vagy nem él az AM gomba-kapcsolattal. Egyes inváziós fajok a talaj közös, számos növényt összekapcsoló AM gomba hálójához csatlakozhatnak gyökereikkel és ezen keresztül szénasszimilátumokat vonhatnak el más fajoktól. Észak-Amerikában Carey *et al.* (2004) szénvegyület transzlokációt mutatott ki az őshonos *Festuca idahoensis* egyedeitől az özöngyom *Centaurea maculosa* gyökerébe a közös AM gomba-hálóján keresztül. Érdekes módon ugyanennek az özöngyomnak az inváziójában nem játszott szerepet a talaj AM gombaközössége az észak-amerikai Nagy Tavak vidékén korai szukcessziós homokdűnén (Emery & Rudgers 2012).

Ugyancsak a talaj közös AM gomba-hálózatát használhatják egyes növények allelopatikus anyagaik terjesztésére. Egy kísérletes vizsgálatban a *Tagetes tenuifolia* gyökerei termelte allelopatikumok nagyobb távolságra és magasabb koncentrációban jutottak el a talaj közös AM gomba-hálózatán keresztül, mint pusztá diffúzióval a talajban (Barto *et al.* 2011). Callaway *et al.* (2003) növényházas kísérleteiben azt találta, hogy az Észak-Amerikában inváziós *Centaurea melitensis* kompetíciós képességét erősen mérsékelte az őshonos *Nassella pulchra*-val szemben, ha fungiciddel kezelték a talajt, ami jelentősen lecsökkentette a gyökerek mikorrhizáltságát. Ez alátámasztotta azt a feltételezést, hogy az AM az idegenhonos faj kompetíciós erélyét fokozta és ezzel terjedését segítette. Ennek ellenkezőjére is van példa, amikor az AM a honos faj kompetíciós erélyét emelte az inváziós fajéval szemben. Az USA délkeleti részén honos *Prunus caroliniana* gyengébb növekedést és magasabb mortalitást mutatott az inváziós *Ardisia crenata*-val kompetícióban amikor a talaj AM közösségét fungicides kezeléssel elpusztították, mint amikor az AM közösséget épen hagyták (Bray *et al.* 2003). A kutatások arra utalnak, hogy az idegenhonos növényfaj – közvetlen vagy közvetett úton – átalakíthatja az új élőhelyen a talaj eredeti mikrobiális közösségét, ebben az AM gombaközösséget is (Kourtev *et al.* 2002, Batten *et al.* 2006, Greipsson & DiTommaso 2006). Többféle mechanizmusa lehet ennek. Az idegen faj által kiválasztott szerves vegyületek (allelopatikumok) közvetlenül gátolhatják a helyi AM gombaközösséget, ami így fokozatosan elszegényedik. Ezt találták az Európában honos hagymaszagú kányaszombor (*Alliaria petiolata*) észak-amerikai inváziós állományainál (Stinson *et al.* 2006, Hale *et al.* 2011). A Kínában is özöngyom kanadai aranyvessző (*Solidago canadensis*) tarackjának vizes kivonatóval öntözve három honos növényfajt gyökerük AM gomba-kolonizáltságának jelentős csökkenését figyelték meg (Zhang *et al.* 2007). Egy másik mechanizmus, hogy az özönnövény a talaj fizikai vagy kémiai tulajdonságait módosítja úgy, hogy az az eredeti AM gombaközösség számára már kevésbé alkalmas környezetet teremtsen. Arizona folyó menti puhafaligeteiben a honos *Populus fremontii* dominálta erdőállományokat előzőnlő eurázsiai nem mikorrhizás tamariska (*Tamarix* sp.) jelentősen emelte a talaj sókoncentrációját, ami hátrányos az AM gombákra (Meinhardt & Gehring 2012). Számos özönnövény térhódításával a talaj szén- és felvehető növényi tápanyag – főleg nitrogén és foszfor – készlete jelentősen emelkedik (Kourtev *et al.* 2002). Általánosan megfigyelt, hogy a növény AM gombával kialakított szimbióta kapcsolata mérséklődik tápanyagban gazdag talajon (Brundrett 1991). Afrikában a Száhel övezet *Amaranthus viridis* özöngyommal fertőzött területein kétszeresére nőtt a talaj szén-, nitrogén- és foszfor készlete, és ezzel párhuzamosan markánsan elszegényedett az AM gombaközösség és jelentősen visszaesett a honos *Acacia* fajok mikorrhizáltsága is (Sanon *et al.*

2012). Közvetett módon az özönfaj pusztán tömegességénél fogva alakíthatja át a talaj AM gombaközösségét: nem-mikorrhizás lévén vagy más AM gombákkal kapcsolatot fenntartva az eredeti AM gombaközösség fokozatosan visszaszorul (Hawkes *et al.* 2006, Niu *et al.* 2007, van der Putten *et al.* 2007, Vogelsang & Bever 2009, Zhang *et al.* 2010). Például, az észak-amerikai özöngyom *Centaurea maculosa* által előzőnlött területeken a talaj AM közösségének diverzitása jelentősen csökkent (Mummey & Rillig 2006), jóval gyakoribbá váltak a *C. maculosa*-val kapcsolt AM gombák, mint a honos fajokkal asszociáltak, és a honos fajok gyökerét is azok kolonizálták (Mummey *et al.* 2005). Az eurázsiai inváziós fű *Bothriochloa bladhii* hatására csökkent a gyökér AM gomba-kolonizáltsága és a növény fitomassza termelése az *Andropogon gerardii* és *Schizachyrium scoparium* prérifüveknél (Wilson *et al.* 2012). A különböző AM gombafajok gyökér-kolonizációs évszakos ritmusa (fenológiája) is eltérhet (Merryweather & Fitter 1998, Sánchez-Castro *et al.* 2012). Így ha az inváziós növény az eredeti AM gombaközösségtől különböző fenológiájú mikorrhizával asszociált, a honos AM gombaközösség diverzitása csökkenhet. Hasonlóan, magának az inváziós növényfajnak a honosakétól eltérő fenológiája is előidézhethet változásokat a talaj mikrobiális közösségében. Például, Észak-Amerika egyik legsúlyosabb károkat okozó özönnövénye, a fedél rozsnok (*Bromus tectorum*) ősszel csírázva és magoncként átteelve gyökérnövekedésével és így saját AM gomba-kapcsolatának kiépítésével hónapokkal megelőzi a tavasszal csírázó honos fajokat. Így egyfajta területfoglalásos előnyre tesz szert az AM gombaközösség tekintetében is (Hawkes *et al.* 2006, Busby *et al.* 2012b). Ugyanennek a mechanizmusnak a szerepét látja Wilson *et al.* (2012) az előbb említett inváziós *Bothriochloa bladhii* sikerében.

Az AM gomba és a növény közötti szimbiózisról régóta ismert, hogy minél intenzívebb a gazdanövény anyagcseréje és növekedése, annál fokozottabb a gombapartner növekedése is, hiszen jelentősebb mennyiségű szénhidráthoz juthat a növénytől (Brundrett 1991). Az inváziós növényekre általában gyors növekedés és élénk anyagcsere jellemző (Pyšek & Richardson 2007), ennek is köszönhetően nagyobb mértékű saját AM gombaközösséget tarthatnak fenn, mint a helyben élő honos fajok. Számos vizsgálat azt mutatta ki, hogy a talaj eredeti AM gombaközösségének jelentős a szerepe az idegenhonos növényfaj inváziójával szembeni ellenállásban (Vogelsang *et al.* 2004, Vogelsang & Bever 2009). Mikrokozmosz kísérletben a néhány fajból álló kis mesterséges közösségek ellenállása a *Bidens pilosa* özöngyommal szemben a talaj AM gombaközösségének fajösszetételétől függött (Stampe & Daehler 2003). Ugyancsak kísérletes vizsgálatban az európai származású özöngyom hagymaszagú kányazsombor (*Alliaria petiolata*) allelopatikus gátló hatása a honos *Impatiens pallida*-ra

mérsékeltébb volt, amikor a honos fajt AM gomba partnerével együtt nevelték, mint amikor anélkül (Barto *et al.* 2010).

I.5. Természetvédelmi vonatkozások

Látható, hogy a növényi invázió során a talaj AM gombaközösségében beálló változások nagyon sokfélék lehetnek. Mint a biológiai invázió sok más vonatkozásában, itt sincs egyetlen általános mechanizmus. A folyamatban résztvevő növény- és gombaközösség, az élőhely sajátossága és további tényezők határozzák meg egy-egy konkrét esetben az interakció jellegét és hatását a közösség szerkezetére és az ökoszisztéma működésére. Az viszont megállapítható, hogy az özönnövény térhódításával megváltozik a talaj AM gombaközössége is, sokszor az inváziós faj előnyére az eredeti közösséggel szemben. Ezek a módosulások a talaj mikrobiótájában maradandók: az özönnövény esetleges sikeres eltávolítását követően egyfajta emlékképként megőrződnek és nehezítik az eredeti növénytakaró regenerációját. A kutatások szerint egy életközösség invázióval szembeni ellenállását támogatja, ha talajának saját AM közössége jól fejlett és működése zavartalan. Az inváziós növények viszont megbontják, átalakítják ezt a mikrobiális közösséget, jelentősen nehezítve így az eredeti életközösség fennmaradását vagy regenerációját. Ezért minden olyan természetvédelmi beavatkozás, ami a honos AM gombaközösséget támogatja, egyben az életközösség inváziós fajokkal szembeni védelmét is segíti. Nagy-Britanniában rövidre nyírt sportgyepekben a domináns évelő *Agrostis stolonifera* fűfajt kiszorító egyéves *Poa annua* invázióját eredményesen mérsékeltek a gyepek eredeti AM gombaközösségének megerősítésével (Gange *et al.* 1999). A talaj AM közösségének átalakulása az inváziós növény térhódításával lassan, fokozatosan megy végbe. Ezért annál nagyobb sikerrel menthető meg az eredeti mikrobióta, minél hamarabb történik a megőrzésére irányuló beavatkozás (Busby *et al.* 2012a). Az életközösség helyreállításához az özönnövény eltávolításán túl a mikrobiális közösség is restaurálandó. Ez történhet AM gomba szaporító képletekkel beoltással (inokuláció, pl. Gange *et al.* 1999), a helyreállítani kívánt közösségből származó feltalaj szétterítésével (Reeves *et al.* 1979, Vogelsang *et al.* 2004, Greipsson & DiTommaso 2006) vagy a talaj fizikai és kémiai tulajdonságainak az AM közösséget támogató módosításával. A növénytakarót és a talajt érő bolygatások rendszerint az AM gombaközösség elszegényedését is eredményezik (pl. Reeves *et al.* 1979). Ezért nemcsak a növényi invázió, hanem más eredetű leromlás esetén is eredményesen alkalmazható a talaj mikrobióta mesterséges megerősítése az életközösségek restaurációjában.

I.6. Célkitűzések

Három esettanulmány segítségével terepen és növényházi körülmények között vizsgáltam a korlátozó abiotikus környezet hatását egyes eltérő invázióképességű fűfajok fenológiájára, hajtásmorfológiájára, fotoszintézisére és mikorrhizáltságára, valamint terepen vizsgáltam, hogy tömegesen terjedő ún. lokális térfoglaló, illetve inváziós fűvek dominánssá válása hogyan hat az őshonos, nem-inváziós fűvek mikorrhizáltságára. A taxonómiai változatosság csökkentése céljából a vizsgálatokhoz pázsitfűfajokat választottam. Észak-Amerikában széleskörűen vizsgálták pázsitfűfajok inváziós képességét (pl. *Bromus inermis*, *Poa pratensis* lsd. pl. D'Antonio & Vitousek 1992). Fűfajok inváziójának tanulmányozása több okból is fontos: a fűveket az ember aktívan terjeszti, így gyakori, hogy invázióssá válnak; élőhelyek széles skáláján képesek hatékonyan versenyezni az őshonos fajokkal; dominánssá válásuk képes megváltoztatni a terület ökológiai sajátosságait (D'Antonio & Vitousek 1992). A pázsitfűfélék családjába tartozó fajok gyakran létesítenek arbuszkuláris mikorrhiza-szimbiózist (Wang & Qiu 2006), így kiváló célpontjai a gyepi élőhelyek mikorrhiza vizsgálatainak.

1. Esettanulmány: Abiotikus tényezők hatása a tollas szálkaperje (*Brachypodium pinnatum*) fenológiájára, fotoszintézisére és mikorrhizáltságára

A Mezőföldön és a Gödöllői-dombvidéken *B. pinnatum* gyepek huzamosabb ideig csak az északias kitettségű kiegyenlített mikroklímával rendelkező lejtőkön maradnak fenn, míg a domborzat változatossága révén ugyanazon völgyoldal délnyugati lejtőin más fűneműek a gyepalkotók (Fekete *et al.* 1998).

Itt a következő kérdéseket vizsgáltam:

1. Miben különbözik az É-ÉK-i és a D-DNy-i kitettségű gyepek mikroklímája?
2. Milyen hatással van a melegebb, szárazabb, nagyobb besugárzással rendelkező élőhely az oda átültetett *B. pinnatum*
 - a. hajtásainak és leveleinek fenológiájára és morfológiájára?
 - b. leveleinek fotoszintetikus működésére?
 - c. mikorrhizáltságára?
3. Vajon a növény fenotípusos plasztikussága elegendően nagy-e ahhoz, hogy elviselje a délies kitettségű lejtők mikroklímáját?

2. Esettanulmány: Lokális térfoglaló és inváziós fűfajok dominánssá válásának hatása nem-inváziós fűvek mikorrhizáltságára

Az eddigi kutatások rámutattak, hogy az inváziós növény térhódítása megváltoztathatja a talaj arbuszkuláris mikorrhiza közösségét (pl. Greipsson & DiTommasso 2006, Mummey & Rillig 2006), illetve csökkentheti a mikorrhiza-gomba képletek (pl. spórák) tömegességét (Stinson *et al.* 2006), így közvetett módon is hatásuk van az őshonos növényfajokra. Ezt a jelenséget vizsgáltam hazai száraz, félszáraz gyepekben a következő kérdésekre keresve a választ:

1. Eltérő-e az inváziós fűfajok gyökereinek mikorrhiza kolonizáltsága a nem-inváziós fajokhoz képest?
2. Különbözik-e az inváziós fajok által dominált élőhelyek őshonos, nem-inváziós fajainak mikorrhizáltsága a természetes, inváziómentes élőhelyekétől?

3. Esettanulmány: Talajszárazodásra adott növényi válaszok mikorrhiza-kapcsolattal és anélkül inváziós, lokális térfoglaló és nem-inváziós fűveknél

Több kutatási program kimutatta, hogy az arbuszkuláris mikorrhiza enyhíteni képes különböző abiotikus stresszhatásokat, mint például a magas sókoncentráció (Evelin *et al.* 2009), nehézfémek (Hildebrandt *et al.* 2007), talajtömörülés (Miransari *et al.* 2008) és szárazságstressz (Al-Karaki *et al.* 2004, Kristek *et al.* 2005, Wu and Xia 2006, Doubková *et al.* 2013). Az inváziós növények gyakran vagy nem alakítanak ki mikorrhiza-kapcsolatot, vagy fakultatívan mikorrhizásak, vagy generalista mikorrhiza gombafajokkal alakítanak ki szimbiózist, így nem limitálja őket, ha új élőhelyükön hiányoznak az eredeti elterjedési területükre jellemző mikorrhizaképző gombataxonok (Richardson *et al.* 2000, Pringle *et al.* 2009, Steinlein 2013). Az inváziós növények és az arbuszkuláris mikorrhiza kapcsolat itt felsorolt tulajdonságai alapján a következő kérdésekre kerestük a választ ebben az esettanulmányban:

1. Eltérő-e a talaj sterilizálására, valamint a szárazságkezelésre adott válasza a tömegesen terjedő inváziós és a nem-inváziós fajoknak?
2. Befolyásolja-e a mikorrhiza hiánya a szárazságstresszre adott növényi választ a tömegesen terjedő inváziós és a nem-inváziós növényfajoknál?

II. 1. ESETTANULMÁNY

Abiotikus tényezők hatása a *Brachypodium pinnatum* fenológiájára, fotoszintézisére és mikorrhizáltságára

A Mezőföldön és a Gödöllői-dombvidéken *B. pinnatum* gyepek huzamosabb ideig csak az északias kitettségű, kiegyenlített mikroklímával rendelkező lejtőkön maradnak fenn, míg a domborzat változatossága révén ugyanazon völgyoldal délnyugati lejtőin más fűnemek a gyepalkotók a *Chrysopogon gryllus* és a *Carex humilis* alkot nagy, kiterjedt állományokat (Fekete *et al.* 1998). A *B. pinnatum* gyepek jelentősége abban áll, hogy a fák védelme nélkül is képesek sokáig megőrizni az erdő aljnövényzetére jellemző fajokat, aminek természetesen kedvez, ha a közelben néhány faegyed található (Fekete & Virágh 1997). Többféle *B. pinnatum* gyeptípus különíthető el cönológiailag, melyek mikroklímája az erdő alatti viszonylag humid klímától a gyepek szemi-arid klímájáig változik. Mojzes *et al.* (2003) vizsgálta, hogy a *B. pinnatum* mely morfológiai, fenológiai, fiziológiai sajátosságai adnak lehetőséget, hogy ennyire különböző mikroélőhelyi környezetekben előfordul, sőt domináns faja a gyepeknek. Az eredmények alátámasztják azt a feltételezést, miszerint a mikrohabitatok iránti széles toleranciája elsősorban nagyfokú fenotípusos plasztikusságának köszönhető, mely mind morfológiai, mind fiziológiai plasztikusságban megnyilvánul. Az egyik gyeptípusból másikba átültetett hajtások nagymértékben idomultak új környezetük fényklímájához, mind a levelek morfológiáját, mind fotoszintézisét nézve. Ezekkel a lejtőkkel szomszédos délies kitettségű völgyoldalokon a *B. pinnatum* nem fordul elő. Itt a mikroklíma szárazabb, nagyobb a besugárzás és ennek megfelelően rövid fűvű, xerotherm löszgyepek alakulnak ki, melyek domináns fajai a *Festuca rupicola*, *Chrysopogon gryllus*, *Stipa capillata*, *Carex humilis*. Az utóbbi évtizedekben a másodlagos szukcesszió eredményeként a xerotherm sztyepprétek egyre nagyobb területeket foglalnak el. Minél több a szárazgyep, annál több propagulum áll rendelkezésre a további térnyeréshez, míg az árnyéktűrő fajok propaguluma az erdő visszaszorulásával csökken (Fekete *et al.* 2000). Fontos tudni, hogy a természetvédelmi szempontból is értékes *B. pinnatum* gyepek névadó fűfaja hogyan viseli a xerotherm sztyepprétek mikroklímáját. Kevés ismeretünk van arra nézve, hogy természetes élőhelyükön a növények mikorrhiza kapcsolatát hogyan befolyásolják az abiotikus környezeti tényezők. van der Heijden *et al.* (2003) vizsgálta, hogy különböző gombataxonok, mint a növény biotikus forrásai hogyan befolyásolják a növényfajok együttélését.

II.1. Anyag és módszer

II.1.1. A mintavételi terület jellemzése

Mintaterületem a Gödöllői-dombvidék peremén, Isaszeg község határában húzódó Szarkaberki-völgy észak-északkeleti és dél-délnyugati kitettségű oldalán, 200-230 m tszf. magasságban található. Felszínét pleisztocén és holocén kori üledék, elsősorban homokkal kevert lösz borítja. Klímája átmeneti jellegű az alföldi kontinentális és a középhegységi szubkontinentális között. Kb. 200 m-es tszf. magassága miatt az Alföldnél hűvösebb, a domborzati viszonyok okozta erős kisugárzások és éjszakai lehűlések miatt a Középhegységhez közvetlenül csatlakozó dombokénál szélsőségesebb mezoklímát eredményeznek. Az évi középhőmérséklet ~9 °C, az átlagos évi csapadékmennyiség pedig 600 mm. Még kimutatható a szubmediterrán csapadékeloszlás késő tavaszi-kora nyári maximummal és nyárközépi szemiárid periódussal. A dombvidék zonális vegetációját különböző erdőtársulások és gyepek mozaikja alkotta. A lösz alapkőzetbe vajt, ÉNy-DK irányú Szarkaberki-völgy oldalait csernozjom barna erdőtalaj borítja. Az északi oldalon egykor a mészkedvelő tölgyesekhez hasonló xerotherm tölgyes állt, sztyepprétekkel váltakozó, mozaikos megjelenésben (Fekete 1965). Lombkoronaszintjét csaknem kizárólagosan a molyhos tölgy (*Quercus pubescens*) alkotta, míg a gyepszintben típusalkotó faj volt a *Brachypodium pinnatum*. Az erdő nagy részét az 1900-as évek elején kivágták (Katonai felmérés térképe II.1883, III.1943 cit. in Fekete *et al.* 2000). Az egykori vegetációról tanúskodik egy-egy magányos *Quercus pubescens*. Napjainkban egyre nagyobb területet borítanak a *Crataegus monogyna* cserjék, a gyepekre pedig nagy részben a *Brachypodium pinnatum* és a *Bromus erectus* dominanciája jellemző. Az É-ÉK kitettségű völgyoldal geomorfológiailag nem egységes: mély bevágódások, éles oldalgerincek oldalvölgyek kialakulásához vezettek, melyek gyakran délkeleti kitettségűek, *Chrysopogon gryllus* és *Carex humilis* dominálta gyepekkel. Ezek mikroklimája eltérő, szárazabb és melegebb, mint az É-ÉK-i kitettségű területeké. Ehhez hasonló lehet a völgy dél-délnyugati oldalán kialakult rövid fűvű xerotherm löszgyep, melynek domináns fajai a *Chrysopogon gryllus*, *Carex humilis*, *Festuca rupicola*, *Stipa capillata*. A mikorrhizáltság vizsgálatát a Szarkaberki-völgygel megegyező fekvésű kisebb völgyben hajtottam végre. Ez a Mezőföld északi részén, Bicske határában található (Bicske, Pócalja). A mikorrhiza-vizsgálatokhoz szükséges roncsolásos mintavétel erősen befolyásolja a természetes folyamatokat, ezért ezt nem az isaszegi helyszínen hajtottam végre, egyrészt, hogy az ott folyamatban lévő méréseket ne befolyásolja, másrészt, hogy csökkentsem a Szarkaberki-völgy

kutatási tevékenységből származó bolygatását. Növényzete, klímája és a lejtők égtáji kitettsége tekintetében nincs jelentős különbség a két terület között.

II.1.2. A tollas szálkaperje (*Brachypodium pinnatum*)

A tollas szálkaperje (*Brachypodium pinnatum*) évelő, széleslevelű, klonális növekedésű fű. Föld alatti tarackokkal és kiterjedt gyökérrendszerrel rendelkezik. A vegetatív hajtások aránya jóval felülmúlja generatív társaik arányát, ezért szaporodásában/terjedésében a vegetatív módok játszanak nagyobb szerepet (de Kroon & Bobbink 1997). A frissen keletkezett, juvenilis rametek az egész klóntól tápanyagbeli támogatást kapnak, ami kompetíciós előnyhöz juttathatja más, nem klonális fajokkal szemben (de Kroon & Schieving 1990, Oborny & Bartha 1998). A *Brachypodium pinnatum* az ún. integrátor klónokhoz tartozik (de Kroon & Schieving 1990), melyekre jellemző, hogy a rametek kapcsolata egész életükön át megmarad. Tápanyagok, víz, fotoasszimilátumok, hormonok szállítódnak a rametek között, így azok kölcsönösen befolyásolják egymás táplálék-ellátottságát és fejlődési állapotát. A genet képes ellátni a szegényebb tápanyagú helyeken lévő rameteket. Így az integrátor klónok a pionír rametek támogatása révén sikeresen kolonizálnak foltokat (Oborny & Bartha 1998). Rövid tarackjain dormans rügybank található, amelyekből az azonos foltban növő új hajtások jelennek meg, míg a hosszú tarackjainak végén lévő rügyekből kifejlődő hajtások új foltok kolonizációját végzik (de Kroon & Knops 1990a). Magasabb fényintenzitáson a rizómákba allokált biomassa relatíve kevesebb mint alacsony fényintenzitáson (de Kroon & Bobbink 1997). A biomassa nagyobb arányát allokálna a gyökerekbe, mint a hajtásokba magas fényintenzitáson, így hatékony tápanyagfelszívást tesz lehetővé. Magasabb tápanyagellátottság esetén azonban egyre csökken a gyökerekbe allokált biomassa mennyisége, míg a hajtásoknál az ellenkezője figyelhető meg. A nitrogén és foszfor allokációja a száraztömeghez viszonyítva a hajtásba magasabb, míg a gyökérbe alacsonyabb. Ez relatíve magas nitrogéntartalmat eredményezhet a levelekben, amely növeli a levél fotoszintetikus kapacitását, s ezen keresztül a fitomassza-produkcióját. A vegetációs periódus alatt asszimilált nitrogén nagy részét a hajtások elpusztulása során a tarackjaiba menti, így a következő év tavaszán az új, fiatal hajtások kevésbé függenek a talaj tápanyag-ellátottságától, ami hozzájárulhat jó kompetíciós képességeihez (de Kroon & Bobbink 1997).

II.1.3. A lösznövényzet és a *Brachypodium pinnatum* gyepek bemutatása

Az erdő- és sztyeppzóna között kialakuló átmeneti zónát hívjuk erdőssztyeppnek, mely egymással szomszédos erdő és sztyepp mozaikfoltokból áll. Az erdőssztyepp és a Kárpát-medence északi részén a lösznövényzet gazdag kétszikűekben és széleslevelű füvekben, míg a déli sztyeppterületek már valamivel kevesebb kétszikűvel jellemezhetők, és dominánsak lesznek a keskenylevelű füvek. Még délebbre már rövidfűvű gyepek alakulnak ki kevés kétszikűvel. A szubmediterrán erdőssztyepp, melyhez (kevés kivétellel) a hazánkban található formáció is tartozik, két csapadékmaximummal rendelkezik (május-június és október-november), valamint egy nyárközépi szemiarid periódussal (Zólyomi & Fekete 1994). Az emberi tevékenység eredményeképpen mára löszgyepek többek között kunhalmokon, földvárakon, illetve a Mezőföld és Gödöllői-dombság völgyrendszereinek meredek, művelésre alkalmatlan domboldalain maradtak fenn (Horváth 2000).

A mikroklimatikus tényezőktől és a szomszédsági viszonyoktól függően az erdőirtás után keletkezett átmeneti *Brachypodium pinnatum* gyepek cserjésedésnek indulnak, vagy éppen ellenkezőleg, sztyeppfajok inváziójának következtében xerofil gyepek kialakulásának irányába mutató folyamatok lépnek fel (Fekete *et al.* 2000). A dombvidéki jellegű Mezőföld és Gödöllői-dombság változatos geomorfológiája játszott fő szerepet abban, hogy az eredeti löszgyep vegetáció fragmentumai megőrződtek. Ugyanez viszont a növényzet lokális differenciálódását okozta, így sokféle löszgyep típust lehet elkülöníteni (Horváth 1998). Az erdőssztyepp zóna mélyére hatolva ezek az erdei elemek egyre inkább háttérbe szorulnak, miközben átadják helyüket a síksági sztyepp-fajoknak. Az egyes sztyepprétek lehetnek elsődleges, vagy másodlagos eredetűek, utóbbi esetben degradáció, vagy másodlagos szukcesszió eredményeként alakultak ki. A két legfontosabb, a terület mikroklimáját is meghatározó tulajdonság a lejtő meredeksége és égtáji kitettsége. A nem túl meredek, délies kitettségű löszlejtőkön rövidfűvű, viszonylag fajszegény, száraz-sztyepprétt alakul ki, melynek összetételét a legelési intenzitás is nagymértékben befolyásolja. Domináns fajai a *Festuca rupicola*, *Chrysopogon gryllus*, *Stipa capillata*. Az északias kitettségű völgyoldalak növényzetét a *Brachypodium pinnatum* által dominált erdős-sztyepprétek jellemzik. Ezeken a területeken a mikroklima kiegyenlítettebb, a besugárzás kisebb, így sokszor zárt, többszintű, kétszikűekben és erdőssztyepp elemekben gazdag növényzet alakul ki, legtöbbször a kiirtott lösztölgyesek helyén. Szubdomináns lehet a *Festuca rupicola* (Horváth 1998).

A *B. pinnatum* gyepek az erdő jelenléte nélkül is mintegy kétszáz éve számos erdőssztyepp-fajt megőriztek. Ezek azonban nagyon érzékenyek a bolygatásra, például az

intenzív legeltetésre és taposásra. A mérsékelt legelés elősegíthette a gyepállomány fennmaradását, azonban az intenzív taposás és legelés talajtömörödést és eróziót okozva degradációs folyamatokat indíthat be (Zólyomi & Fekete 1994, Horváth 2000), melynek egyik legfontosabb ismérve a talaj vízgazdálkodásának leromlása. Így az eredetileg is a társulásban jelen lévő zavarástűrő fajok abundanciája megnő, illetve özőnfajok jelennek meg (pl. *Cynodon dactylon*). A degradáció során az eredetileg kétszikűekben gazdag vegetáció fokozatosan leegyszerűsödik. A kedvező vízellátás teszi lehetővé az erdei fajok fennmaradását a *B. pinnatum* gyepekben. Amint ez a jótékony hatás megszűnik (intenzív legeltetés, taposás hatására, ami talajerózióhoz vezet), ezek a fajok visszaszorulnak, majd eltűnnek. A legelés teljes hiánya azonban szintén veszélyt jelent, hiszen ez a gyepek fennmaradásában fontos szerepet játszik. Mivel az északias völgyoldalak potenciális növénytakarója erdő, vagy erdőssztyepp, a tájhasználat hiányában beerdősülési folyamatok indulnak meg. Azonban az eredeti fásszárú fajok (*Amygdalus nana*, *Acer tataricum*, *Quercus*-fajok) hiányában a gyepeket veszélyeztető növények tömegességének növekedése tapasztalható (*Crataegus monogyna*, *Robinia pseudo-acacia*). Az Alföld belseje felé megfigyelhető a dombvidéki fajok eltűnése, illetve az erdőssztyepp elemek háttérbe szorulása. Mint ahogy a *B. pinnatum* gyepek számos erdőssztyepp fajt megőriztek, ezzel párhuzamosan maga az erdőssztyepp is sok sztyeppfajnak képes otthont adni.

A *Cirsio-Brachypodium* asszociációcsoportba tarozó *Brachypodium pinnatum* gyepek fő elterjedési területe az atlantikus klímájú Nyugat-Európa. Azonban sok típusát Közép-Európában is felfedezték (Schmotzer & Vojtkó 1997). Zárt, többszintű gyepek, ahol a *Brachypodium pinnatum* mellett társuláskötő lehet a *Bromus erectus*, *Briza media*, *Festuca rupicola*, *Helictotrichon pubescens*, *Carex humilis*, *Carex michelii*. A Mezőföldön és a Gödöllői-dombvidéken *B. pinnatum* gyepek huzamosabb ideig csak az északias kitettségű kiegyenlített mikroklímával rendelkező lejtőkön maradnak fenn, míg a domborzat változatossága révén ugyanazon völgyoldal délnyugati lejtőin a *Chrysopogon gryllus* és a *Carex humilis* alkot nagy, kiterjedt állományokat. A különböző *Brachypodium* gyeptípusokban egyaránt megtalálhatók ún. erdei- és sztyeppfajok is (Fekete *et al.* 1998). Az utóbbi évtizedekben a szekunder szukcesszió eredményeként a xerotherm sztyepprétek egyre nagyobb területeket foglalnak el. Minél több a szárazgyep, annál több propagulum áll rendelkezésre a további térnyeréshez, míg az árnyéktűrő fajok propaguluma az erdő visszaszorulásával csökken (Fekete *et al.* 2000). A humidabb nyugat-európai domb- és hegyvidékeken a *Brachypodium pinnatum* tömegessége és produktivitása is megnőtt, özőngyomként viselkedik, olyannyira, hogy veszélyezteti a mészkőgyepek diverzitását, sok faj lokális kihalását okozva. Különösen

érzékenyek jelenlétére az alacsony termetű cserjék (Bobbink & Willems 1987, Bobbink 1991). Kompetíciós sikerének fő okai lehetnek jelentős avartermelése, árnyékolása, valamint az, hogy a növényevők nem fogyasztják. A *B. pinnatum* előretörésével járó alacsony kriptogám diverzitás szintén az árnyékolásnak tudható be (Hurst & John 1999). Buckland *et al.* (2001) kísérletei arra utalnak, hogy kezelés nélkül nem lehet gátat szabni a faj inváziójának Nyugat-Európában. A talaj nitrogéntartalmának fokozódásával a *B. pinnatum* gyepek erőteljes terjedése figyelhető meg, melynek során a *B. pinnatum* dominanciája nyomán a fajgazdagság jelentősen csökken. Vizsgálatok rámutattak, hogy a *B. pinnatum* sikerében jelentős szerepe van a növény rendkívül hatékony N és P felvételének. A Kárpát-medence régiójában ez a faj nem viselkedik invádorként, éppen ellenkezőleg, a másodlagos szukcesszió során a *B. pinnatum* gyepek *Festuca rupicola* gyepekkel való lecserélődése várható. Hazánkban azért van nagy jelentősége e gyepeknek, mert az erdő kivágása után sokáig képesek megőrizni az erdőssztyepp fajokat, így nagy fajdiverzitást tesznek lehetővé (Fekete *et al.* 1998, Virágh & Bartha 1998).

II.1.4. Az átültetés terepi elrendezése

2001 őszén az észak-északkeleti oldal *Brachypodium pinnatum* gyepejéből (sztyeppesedett típus, kevert *B. pinnatum* és *Bromus erectus* mozaik) 10 talajmonolit *B. pinnatum* hajtást ültettem át a dél-délnyugati oldal xerotherm löszgyepjébe, ugyanolyan magasságban. Kontrollként az északias oldalon 10, helyben átültetett talajmonolitot használtam. Ezek ugyanabban a gyeppen helyezkedtek el, mint amiből a délies oldalra ültettem a hajtásokat. A talajmonolitok felületének átmérője 25-30 cm, mélysége szintén 25-30 cm.

A mintavételi helyeket mutatja a 2-3. kép.



2. kép. É-ÉK-i völgyoldal, hosszú fűű *B. pinnatum* gyep (tavasz)



3. kép. D-DNy-i völgyoldal, rövid fűű löszgyep (tavasz)

II.1.5. A mikroklíma mérése

A talaj nedvességtartalmának mérése

A talaj térfogatszázalékos nedvességtartalmát (θ_v) a felső 10 cm-es rétegben mértem egy Delta-T ThetaProbe ML2 (Macaulay Land Use Research Institute, Aberdeen and Delta-T Devices, Cambridge) típusú mérőműszerrel a hajtásfenológiai mérésekkel azonos napokon.

A talajfelszín sugárásmérlegének követése

A talaj felszínére eső sugárzás becslésére a talaj felső rétegének (3-4 cm) hőmérsékletét mértem HOBO H8 Temp (Onset Computers, Bourne, MA, USA) automata hőmérsékletmérő és adatgyűjtő segítségével a vegetációs periódus során félóránként. Az eredetileg beltéri használatra fejlesztett eszközt vízhatlan csomagolással láttam el. Az így kapott hőmérsékleti adatok csupasz talajfelszín esetén a besugárzással arányosak. A talajfelszín alá (kb. 3-4 cm) helyezett mérőműszer felett egy foltban kivágtam a növényzetet, és egész évben fenntartottam a csupasz felszínt.

II.1.6. A hajtásmorfológia és fenológia nyomon követése

A hajtásmorfológiai adatok rögzítését 2002 április 21-től október 6-ig végeztem a következő időpontokban: IV.21., V.6., V.18., VI.2., VI.18., VII.1., VII.27., VIII.20., IX.12., X.6. Az első alkalommal mind az átültetett, mind a kontroll monolitokban 20-20 hajtást jelöltem meg, a hajtás alján laza ragasztócsík-gyűrű segítségével. A megjelölt hajtások a vegetációs periódus során – egy kivételével – végig vegetatív állapotban maradtak, virágzatot nem hoztak. Mindegyik időpontban feljegyeztem a levelek számát és fejlettségi állapotát hajtásonként, mértem a hajtások magasságát, a levelek hosszát és szélességét (az alaptól számított 1-1,5 cm-es távolságra), valamint az elszáradt levélrészek hosszát. Mojzes (2003) nyomán a levelek három fejlettségi állapotát különböztettem meg: 1) újonnan kibújó, összepöndörödött levél, 2) még nem teljesen kifejtett levél, amely levélterületével már jelentősen hozzájárul a növény fotoszintéziséhez, 3) kifejtett levél, amelynél a levéllemez és levélhüvely határa elkülönül. A legalsó, elsőként hozott levelet „alapi levélke” néven különböztettem meg, amelynek széles, rövid levéllemeze alakjában eltér a többi levélétől.

II.1.7. A hajtásmorfológiai adatok feldolgozása

A levélszélesség-és hosszúság adatokból számoltam ki a kifejtett, a nem kifejtett és az alapi levelek területét a levél alakját háromszögnek tekintve (szélesség x hosszúság/2 cm²). Hogy ezzel a számítással ne becsüljem alul a levelek területét, korrekciós számításokat végeztem. Mind a délies, mind az északias lejtőről 10-10 levélmintát gyűjtöttem, amelyeknek az előbb leírt módon kiszámoltam a területét, majd LI-3000A (LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska, USA) típusú felületmérővel megmértem a tényleges területüket. A mért és számolt adatokat egymás függvényében ábrázolva lineáris összefüggést kaptam, s a kapott egyenes egyenletét felhasználva korrigáltam a számolt levélterületeket ($R^2=0,969$ ill. $0,997$). Az adatok alapján a

következő mutatókat számoltam ki mintavételi időpontonként, és ábrázoltam az időpontok függvényében:

- Hajtások átlagos túlélése (nap)
- Levelek átlagos élettartama (nap). A levelek megjelenésétől a teljes levél elszáradásáig eltelt idő.
- Hajtások átlagos magassága (cm)
- Hajtásonkénti átlagos levélszám
- Hajtásonkénti átlagos összes levélterület (cm²)
- Hajtásonkénti átlagos fotoszintetikusan aktív levélterület (cm²)
- Hajtásonkénti átlagos elszáradt levélterület (cm²)

II.1.8. Klorofill fluoreszcencia mérése

A klorofill fluoreszcencia-indukciós méréseket terepen végeztem egy Hansatech Fluorescence Monitoring System FMS2 készülékkel (Hansatech Instruments Ltd., Norfolk, UK). Az indukciós változókat a legfiatalabb, szenescencia jelét nem mutató, de már kifejtett levélen, 2002 június elején (nyár eleji csapadékmaximum idején) és július közepén (nyár középi száraz periódus során), valamint 2003 júliusában mértem. A mérések minden alkalommal két napot vettek igénybe, első nap 11-15 óra között, a második nap hajnalban, napfelkelte előtt történtek. A fényinkubációs változókat (NPQ, Φ PSII) 5 perces, magas fényintenzitásra való inkubáció után mértem (1000 μ mol foton m⁻² s⁻¹), majd ugyanezen leveleken 20 perces sötétinkubáció után mértem a maximális fotokémiai hatékonyságot (Fv/Fm) telítési fényintenzitást alkalmazva (0,7 s, 4000 μ mol foton m⁻² s⁻¹).

Mért változók:

- Fv/Fm: a PSII maximális fotokémiai hatékonysága, mely a növények fotoszintetikus teljesítményének hatékony indikátora. Elméleti maximuma kb. 0,83 (Björkman & Demming-Adams 1994). Ez alatti értékek utalhatnak arra, hogy a növényt valamilyen stresszhatás éri vagy fénygátlás lép fel.

- NPQ = (Fm-Fm')/Fm': nem-fotokémiai kioltás. A gerjesztési energiának hő formájában leadott hányadát mutatja meg. Értékének növekedése egyaránt jelezheti a fénykárosodás elleni védekező mechanizmusok beindulását (fénygátlás), vagy magát a fénykárosodást is.

- Φ PSII = (Fm'-Fs)/Fm': a PSII aktuális, adott fényintenzitáshoz tartozó fényhasznosítási hatékonysága. Megadja, hogy a PSII fénybegyűjtő antennái által abszorbeált fotonoknak mekkora hányada hasznosul a PSII fotokémiai reakciói során.

II.1.9. A mikorrhizáltság mérése

Mintavétel

A három vizsgálati időszakban (tavasz, nyár, ősz) 5 kontroll (helyben átültetett) és 5 a D-DNy-i lejtőre átültetett növény gyökeréből vettem mintát. A gyökereket mintavétel után 50%-os etil-alkoholban fixáltam, majd felhasználásukig hűtőben tároltam. A festés anilinkékkel a következő módszerrel történt (Philips & Hayman 1970, Grace & Stribley 1991):

Festék készítése

1. 1g anilinkék feloldása 105ml vízben
2. Melegítés (a forrás kezdetéig), majd szűrés
3. Kiegészítés 100ml-re
4. 50ml 40%-os tejsav hozzáadása

Festés

1. Friss gyökérminták előkészítése
2. A minták főzése 10%-os KOH-ban, vízfürdőn, a forrástól számított 1 óráig
3. A minták többszöri átmosása vízzel
4. Festés anilinkékkel fél óráig (a minták rázogatásával)
5. Festék alapos kimosása vízzel
6. 40%-os tejsavban fél órát töltenek a minták
7. Tejsav teljes kimosása vízzel
8. Tartós preparátum készítése (glicerinben tároljuk a megfestett mintákat)

A festett gyökerekben láthatóvá tett mikorrhiza különböző elemeinek becslése Grace & Stribley (1991) és Trouvelot *et al.* (1986) módszere alapján folyt. Minden egyes mintából 30 db kb. 1cm hosszúságú gyökérdarabot vettem ki, melyeket a tárgylemezen egymással párhuzamosan sorba rendeztem és féltartós preparátumot készítettem. Gyökérdarabonként becsültem az alábbiakban részletezett változókat (a módszer hátránya a becslések szubjektivitása és hogy a változó-kategóriák ordinális skálát alkotnak, azonban előnye, hogy sok mintát viszonylag rövid idő alatt fel lehet dolgozni).

A minták feldolgozása

A mikorrhizáltság becsült értékei

A kéreg mikorrhiza-kolonizáltsága:

100%-os a fertőzöttség, ha a gyökér teljes hosszában a kéreg mindkét oldalán előfordul a mikorrhiza valamely képlete.

Kategóriák:

- | | |
|---|--------------------|
| 0 | nincs fertőzés |
| 1 | nyomokban |
| 2 | kevesebb, mint 10% |
| 3 | 11-50% |
| 4 | 51-90% |
| 5 | 90% felett |

Az arbuszkulumok gyakorisága:

Kategóriák:

- | | |
|----------------|-------------------|
| A ₀ | nincs arbuszkulum |
| A ₁ | 30% alatt |
| A ₂ | 31-70% |
| A ₃ | 71% felett |

A vezikulumok gyakorisága:

A vezikulumokat az előzőhöz hasonló módon becsültem. A vezikulumok gyakorisága jóval kisebb volt, mint az arbuszkulumoké, még a legsűrűbb esetben is a sejtek számának csak 10-15%-a tartalmazott vezikulumot.

Kategóriák: mint az arbuszkulumnál (V₀, V₁, V₂, V₃)

Számított mikorrhizáltsági mutatók

Trouvelot *et al.* (1986) módszere alapján.

A mikorrhizáltság gyakorisága (F%)

$$F\% = 100 (N - n_0) / N$$

ahol N= az összes gyökérdarab száma (N=30 minden vizsgált esetben)

n_0 = a mikorrhizát nem tartalmazó gyökérdarabok száma

A mikorrhizáltság intenzitása (M%)

$$M\% = (95 \cdot n_5 + 70 \cdot n_4 + 30 \cdot n_3 + 5 \cdot n_2 + n_1) / N$$

ahol

$n_1 \dots n_5$ = az adott kolonizáltsági kategóriákba (1...5) eső gyökérdarabok száma

A mikorrhizált terület arbuszkulum tartalma (a%)

$$a\% = (100 \cdot mA_3 + 50 \cdot mA_2 + 10 \cdot mA_1) / 100$$

ahol

$$mA_1 = (95 \cdot n_5 A_1 + 70 \cdot n_4 A_1 + 30 \cdot n_3 A_1 + 5 \cdot n_2 A_1 + n_1 \cdot A_1) \cdot F\% / (M\% \cdot (N - n_0))$$

ahol

$n_5 A_1 \dots n_1 A_1$ = az adott kolonizáltsági kategóriákba (1...5) eső A_1 gyakoriságú arbuszkulumot tartalmazó gyökérdarabok száma.

Hasonlóan számolható mA_2 és mA_3 értéke is.

A teljes gyökér arbuszkulum tartalma (A%)

$$A\% = a\% \cdot M\% / 100$$

A mikorrhizált terület és a teljes gyökér vezikulum tartalma (v% és V%)

v% és V% meghatározása a% és A% kiszámítására használt képletek alapján történt a becsült

V_0 , V_1 , V_2 és V_3 kategóriák alapján.

II.1.10. Az adatok statisztikai feldolgozása

A fenológia, hajtásmorfológia és fotoszintézis esetén

Az Fv/Fm értékeket kéttényezős ismétléses variancia-analízissel hasonlítottam össze (Repeated measures ANOVA, rögzített hatás az égtáji kitettség, ismétléses hatás a két mérési időpont), az átlagok összevetésére Sidak post tesztet használtam. A többi változót kétmintás t-próbával hasonlítottam össze a két égtáji kitettség között. Amennyiben a két összehasonlított adatsorban az adatok száma különbözött, ott Welch-korrekciós t-próbát használtam. Az alkalmazott szignifikancia szint $p < 0,05$ volt.

A mikorrhizáltsági adatok esetén

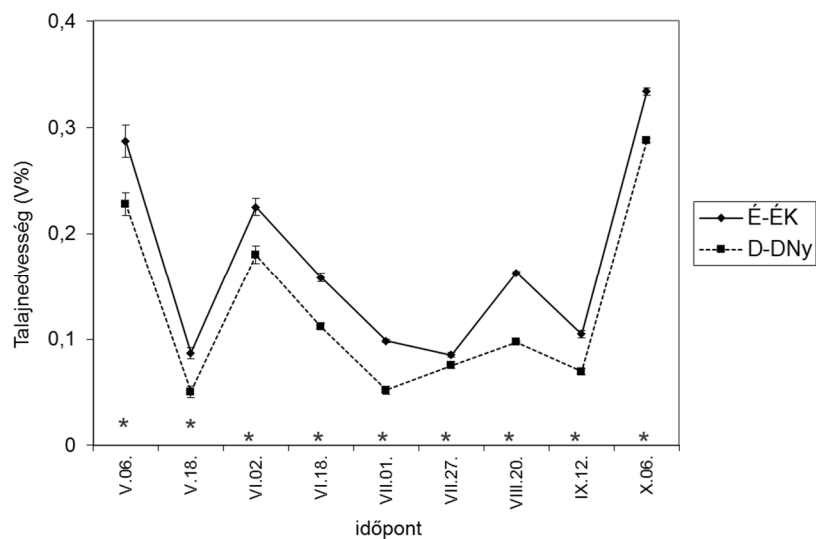
Az egy tárgylemezen lévő nagyszámú (30) gyökérdarab becsült mikorrhiza-értékek alapján számolt változókat lehetséges volt paraméteres statisztikai próbákkal vizsgálni. Minden esetben 5-5 ismétlés állt rendelkezésemre. A mintákra gyakorolt kétféle hatás szignifikanciáját (égtáji kitettség és évszak) kétszemponthus variancia-analízissel elemeztem, az átlagok összevetésére Sidak post tesztet használtam. A statisztikai értékelést a GraphPad Prism 6.01 verziójával végeztem.

II.2. Eredmények

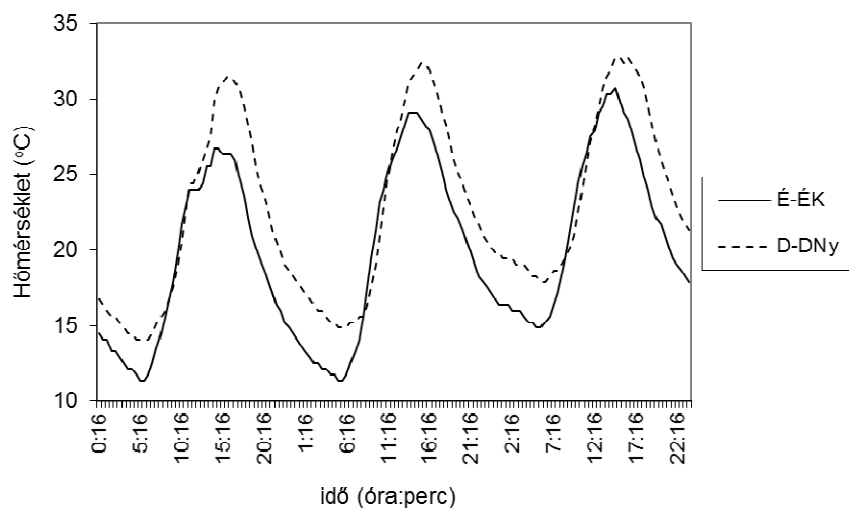
II.2.1. A mikroklíma jellemzése

A mintavétel mindkét éve (2002 és 2003) az átlagosnál melegebb volt, különösen a nyári időszak. Az átlagos havi középhőmérsékletek 1,7-2 °C-al is meghaladták a sokéves átlagot mind tavasszal, mind nyáron. 2003-ban a május-augusztus közötti időszak az elmúlt 100 év egyik legmelegebbje volt, miközben az évi csapadékmennyiség (470 mm) 100 mm-el maradt el a 2002-ben mért értéktől (www.met.hu). A mikroklíma mérések szerint az északkeleti lejtő talajának nedvességtartalma a mérési napokon 4-7 %-al meghaladta a délnyugati domboldalét (1. ábra). A talaj felső rétegének hőmérséklete derült időben a nap 20-21 órájában magasabb a délies lejtőkön, míg a fennmaradó időben nagyjából egyenlő. A mért időszakban (IV. 16-IX. 24-ig) a két terület között az átlagos eltérés 3,5 °C, a legnagyobb eltérést (15 °C) IX. 11-én mértem. Borult napokon a két kitettség besugárzása között nem volt jelentős különbség. A délelőtti órákban a talaj felszíne közelében mért hőmérséklet a két kitettségben nagyjából egyenlő, az északias oldalon azért nem magasabb, mert az éjszakai kisugárzás itt a talajt jobban lehűtötte. Bár a mérőműszer felett a felszín csupasz, a vegetáció zártabb és összetettebb volta mégis befolyásolhatja a mért hőmérsékletet. Délelőtt nagyobb beesési szögben érkezik a

napsugárzás az É-ÉK-i kitettségű lejtőre, mint a D-DNy-ira. Délután, mikor a D-DNy-i oldalra nagy beesési szögben érkezik a napfény a talaj felső rétegének hőmérséklete magasabb (2. ábra).



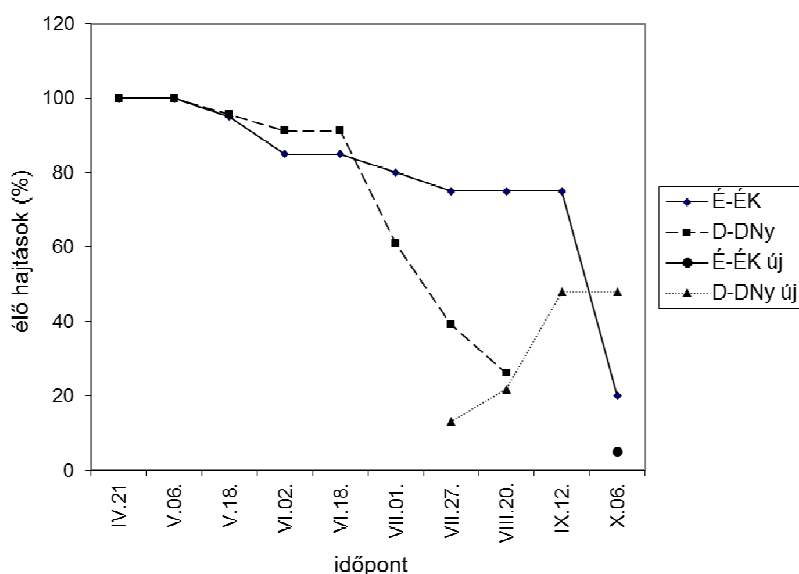
1. ábra. A talaj térfogatszázalékos nedvességtartalma a felső 10 cm-es rétegben a két különböző égtáji kitettségben. Átlagértékek ± 1 SE, a csillag az adott időpontban a két kitettség szignifikáns különbségét jelzi.



2. ábra. A talaj felső (3-4 cm) rétegének hőmérséklete a két különböző égtáji kitettségben három egymást követő derült napon (IV.16-IV.18.).

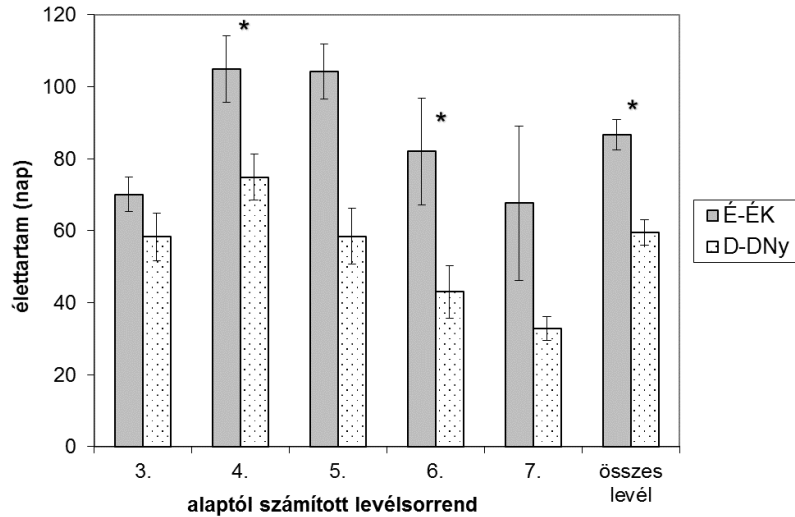
II.2.2. Hajtásmorfológia és fenológia

A *Brachypodium pinnatum* hajtásai kb. április közepére-végére jelennek meg. Minden hajtás alján az első levél alakja eltér a továbbiaktól, jóval kisebb, rövidebb és szélesebb. A csapadékban gazdag tavaszi időjárás során nem volt különbség az átültetett és kontroll hajtások túlélése között (3. ábra). Az alacsony mortalitás valószínűleg természetes folyamatoknak tudható be. Július elejétől, vagyis a nyári száraz periódus kezdetétől a délies lejtőkre átültetett hajtások gyors ütemű száradásnak indultak. Az északias oldalon, amelyet nem érint annyira a csapadékhiány, egészen a vegetációs periódus végéig a hajtások nagy része nem száradt el. Figyelemre méltó, hogy a D-DNy-i lejtőn a nyár során elszáradt hajtások helyén, nyár végén-ősz elején, a száraz periódus végén új hajtások jelentek meg. Ezek száma ősz végéig elérte az eredeti hajtások felét. Az É-ÉK-i oldalon összesen 1 db új hajtás jelent meg az utolsó mérési időpontban.



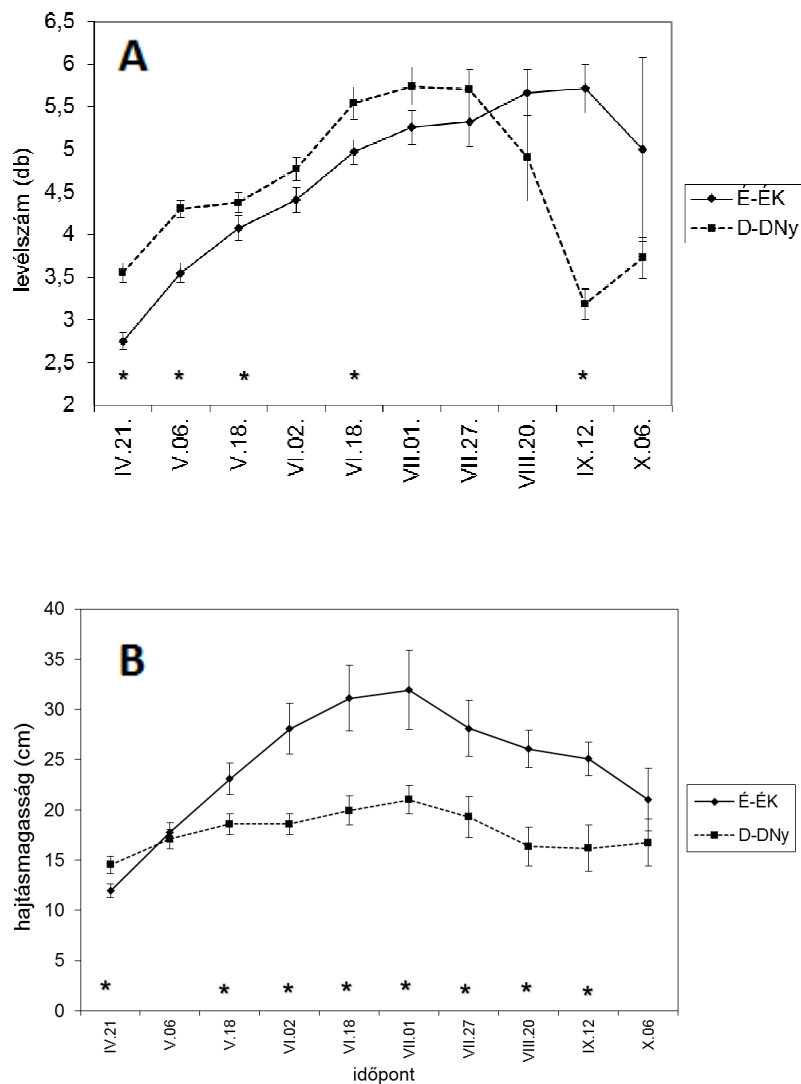
3. ábra. Az élő hajtások aránya a kiindulási hajtásszámhoz viszonyítva a két különböző égtáji kitézettségben (az eredeti és az elszáradt helyén újonnan megjelentek (új) elkülönítésével).

Az északias lejtőn növe hajtások alaptól számított 4. és 5. levelének átlagos élettartama szignifikánsan hosszabb volt, mint a délies oldalakon növe hajtásoké (4. ábra), valamint az összes levél átlagos élettartama is (4. ábra). Tavasszal még nem volt jelentős különbség a levelek fejlődésében. Az É-ÉK-i kitézettségű lejtőn csak nagyon kevés hajtás fejleszt 7. levelet is.



4. ábra. Az egyes levelek és az összes levél átlagos élettartama a két különböző égtáji kitettségben. Átlagértékek ± 1 SE, a csillagok a két kitettség szignifikáns különbségét jelzik.

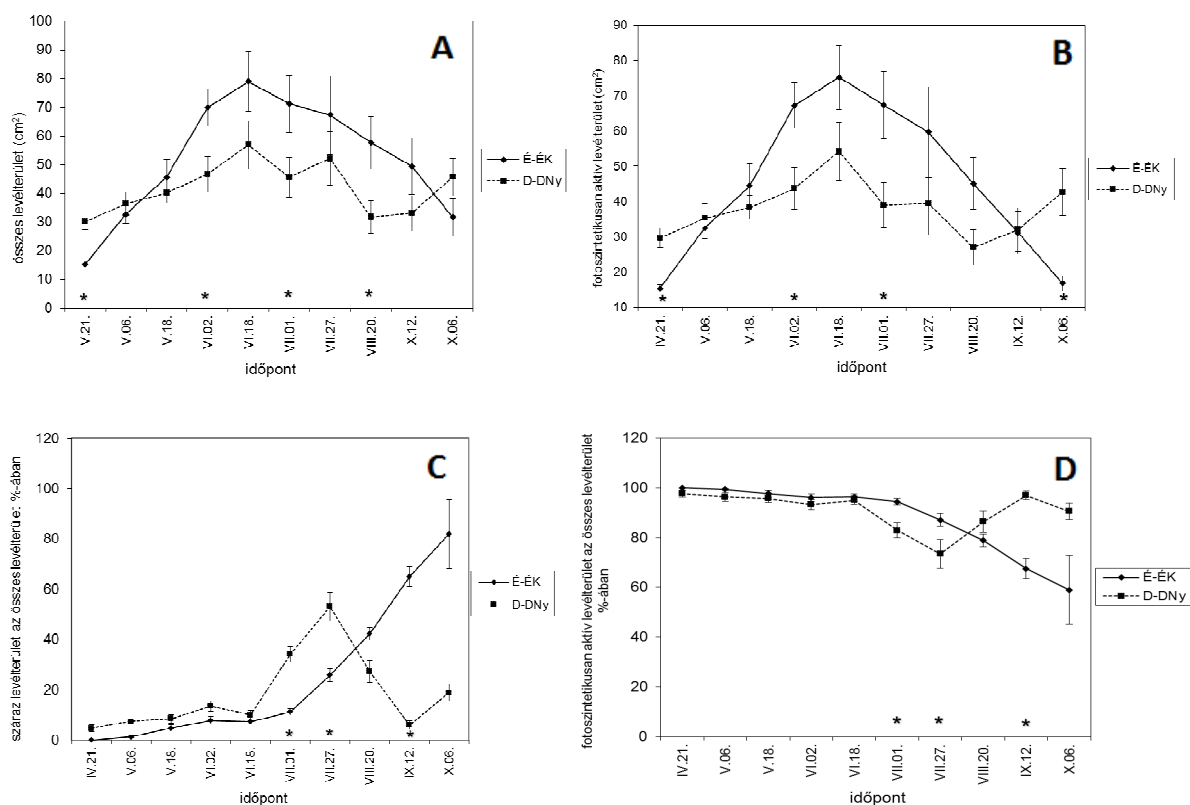
A hajtások általában 5-6 levelűek, tavasztól egyenletesen hoznak leveleket nyár elejéig-közepéig. A D-DNy-i kitettség miatt erre a lejtőre nagyobb besugárzás érkezik, mint az átellenes, É-ÉK-ire. Ennek hatására az ott lévő hajtások egyedfejlődése felgyorsult, átlagosan 0,5-el több levelet fejlesztettek (5/A ábra). Nyár közepétől azonban a délies lejtőn növő hajtások erős száradásnak indultak, illetve nyár végére majdnem mind teljesen elszáradt. Sok elszáradt hajtás helyén újak jelentek meg, melyek előlről kezdik növekedésüket elsőként az alapi levéllel. A délies lejtők hajtásaira általában jellemző, hogy alacsonyabbak, leveleik szélesebbek és rövidebbek, mint északi társaiké. Ez valószínűleg köszönhető a kedvezőtlenebb vízgazdálkodásnak, nagyobb besugárzásnak és magasabb hőmérsékletnek. A délies oldalon a hajtások magassága (5/B ábra) csak az első mérési időpontban volt nagyobb, ekkor valószínűleg még nincs olyan jelentős különbség a két terület mikroklimája között.



5. ábra. Az élő hajtások átlagos levélszáma (A) (beleértve az elszáradt leveleket is). A hajtások átlagos magassága (B). Átlagértékek ± 1 SE, csillag jelzi az adott időpontban a két kitétség szignifikáns különbségét.

A hajtások levélzetük legnagyobb területét június közepére érték el, amely a nyár folyamán a száradás miatt csökkenésnek indult (6/A. ábra). A délies oldalakra érkező nagyobb besugárzás a levelek területére is hatással van. Tavasszal még kiegyenlített mikroklíma jellemző az exponáltabb lejtőkre is, a csapadék még nem jelent limitáló tényezőt a *B. pinnatum* számára. Ilyen körülmények között nagyobb levélterületet képesek elérni a déli hajtások, mint az északi oldalakon növekvők (6/A. ábra). Nyáron már fellép a szárazságstressz, illetve a napsugárzás is nagyobb beesési szöggel érkezik a déli lejtőkre, mint tavasszal. E kedvezőtlen körülmények miatt az elszáradt levélrészek egyre nagyobb hányadát teszik ki az egész levélnek (6/C. ábra). Az összes levélterület és a fotoszintetikusan aktív, zöld levélterület is hasonló évszakos változást mutatott (6/A, B ábra). Mindkét kitétségekben tavasztól nyár elejéig-közepéig nőtt a

levélterület, majd rohamos csökkenésnek indult. Tavasz közepén az átültetett hajtások levélterülete nagyobb volt, majd nyár elejéig nagyjából egyenlő, innentől nyár végéig a kontrollhajtásoké nagyobb, míg ősszel megint egyenlő lett az átlagos területük, köszönhetően a délies kitettségekben megjelent új hajtásoknak. A kontroll hajtások elszáradt levélterülete júliusban nőtt meg jelentősen, ez a trend a délies kitettségben növekvő hajtásoknál már júniusban megfigyelhető, az utóbbiaknál hirtelen következik be, és a száradás gyorsasága is nagyobb (6/C. ábra). VII. 27-e és VIII. 20-a között az átültetett hajtások nagy része elpusztul, miközben az újonnan megjelent hajtások levelei még nem mutattak csúcshátrahagyást. Ezért augusztus végétől a vegetációs periódus végéig az északi kitettségben lévő hajtások elszáradt levélhanyada nagyobb. A zöld levélterület aránya az összes levélterülethez képest (6/D. ábra) nyár közepéig a két kitettségben egyenlő, majd júliusban a délies hajtások levelei száradásnak indultak, és ezzel összhangban csökkent a fotoszintetikusan aktív levélterület hányada. Az előzőekben tapasztaltakhoz hasonlóan ez az érték az É-ÉK-i kitettségű területeken ősszel már kisebb, mivel ott nem fejlődtek új hajtások friss, zöld levelekkel.



6. ábra. A hajtásonkénti átlagos összes levélterület (A), fotoszintetikusan aktív levélterület (B), elszáradt levélterület az összes levélterület százalékában (C) és fotoszintetikusan aktív levélterület az összes levélterület %-ában (D). Átlagértékek ± 1 SE, a csillag az adott időpontban a két kitettség szignifikáns különbségét jelzi.

II.2.3. A klorofill fluoreszcencia-indukciós mutatók

A PSII maximális fotokémiai hatékonysága 2002 júniusában és 2003 júliusában hajnalban nem volt jelentősen alacsonyabb a legtöbb növényen mérhető elméleti maximumnál (0,83), azonban délben majdnem minden esetben csökkenést mutatott (1., 2. táblázat). Ez azt jelzi, hogy nincs maradó fénykárosodás, hiszen éjszaka helyreáll a hatékonyság csökkenése. Ugyanakkor 2002 júliusában nemcsak a 12 órakor mért érték volt jelentősen kisebb, a D-DNy-i kitettségben nagyon alacsony, hanem a hajnali alacsony érték jelzi, hogy éjszaka sem állt helyre a fotokémiai rendszer helyes működése, ami a tartós fénygátlás, fénykárosodás jele. Figyelemre méltó a 2002 júliusi szárazságstresszelt időszakban a két lejtő 12 órakor mért értékének szignifikáns eltérése: a D-DNy-i lejtőn jóval nagyobb a leveleket érő sugárzásterhelésből adódó teljesítmény csökkenés. Az általam mért értékek egybevágnak Mojzes (2003) méréseivel, melyeket 2001-ben az É-ÉK-i oldal azonos állományában mért. Bár az Fv/Fm értékben a hajnalihoz képest fellépő déli depresszió 2002 júniusban és 2003 júliusban mindkét kitettségben szignifikáns, de nem haladta meg a 9-10 %-ot, és a délben mért értékek nem csökkentek 0,7 alá, ezért feltételezhető, hogy fénykárosodás nem következett be. Ez a csökkenés kisebb mértékű volt, mint a félszáraz homoki gyepi fajokra májusban mért 10-30 %-os Fv/Fm redukció (Veres *et al.* 1999). 2002 júniusban az átültetett és kontroll hajtások Fv/Fm és Φ PSII (2. táblázat) értékei nem különböztek szignifikánsan, a D-DNy-i kitettségű területen a besugárzás mértéke még nem olyan erős, hogy a fényvédő mechanizmusok ne tudnák a fotokémiában fel nem hasznosítható többlet energiát egyéb utakra terelni, illetve hő formájában kibocsátani. Júliusban az É-ÉK-i hajtások Fv/Fm déli depressziója nem szignifikáns, és ismét nem haladta meg a 8 %-ot, tehát az előzőekben felvázoltak miatt valószínűleg nem történt fénykárosodás. A D-DNy-i hajtásoknál azonban más a helyzet. Egyrészt a déli Fv/Fm csökkenés szignifikáns, ami még önmagában nem jelent semmit, de a depresszió mértéke csaknem elérte a 20 %-ot, és a délben mért érték 0,5 alá csökkent, a hajnalban mért értéke pedig messze elmaradt a maximumtól, ami bizonyossá teszi a klorofill aktív centrumok károsodását. Júliusban már olyan nagy a besugárzás és a szárazság a D-DNy-i oldalon, hogy a fotorendszer sérül. Ezt még jobban alátámasztja a Φ PSII déli kitettségben mért alacsony értéke, ami szignifikánsan különbözik az északi kitettségben mért értéktől (7/A. ábra). Délben a D-DNy-i kitettségű oldalon az Fv/Fm értéke jelentősen alacsonyabb volt az északkeleti oldalon mérthez képest.

A nem-fotokémiai kioltás (NPQ) mértéke 2002 júniusában és 2003 júliusában nem különbözött a két kitettségben, júliusban viszont már igen (7/B. ábra). Az NPQ 2002 júliusában

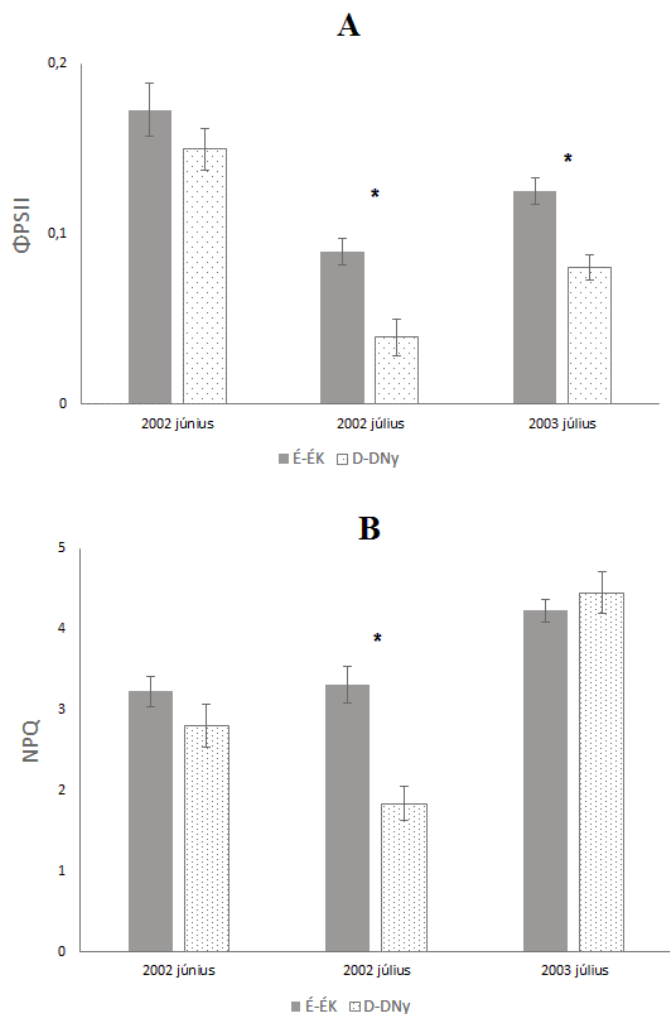
kiseb volt a D-DNy-i kitettségben, ahol pedig a nagyobb besugárzás miatt inkább megnövekedett értéket vártam volna. Júliusban a nagy besugárzásból eredő többlet energiától a levél nem tudja megvédeni az aktív centrumokat, így a hő formájában történő energia-kibocsátás sem elegendő.

Fv/Fm	Hatás	Variancia (%)	F	P
2002 június	Kitettség	2,6	1,32	0,2658
	Napszak (hajnal, dél)	47,1	59,15	<0,0001
	Interakció	1,0	1,25	0,2790
	Hajnal-dél párosítás	35,0	2,44	0,0329
2002 július	Kitettség	12,5	4,39	0,0505
	Napszak (hajnal, dél)	16,0	18,18	0,0005
	Interakció	4,4	4,96	0,0390
	Hajnal-dél párosítás	51,4	3,25	0,0082
2003 július	Kitettség	3,3	2,76	0,1115
	Napszak (hajnal, dél)	57,5	87,34	<0,0001
	Interakció	<0,1	<0,01	0,9428
	Hajnal-dél párosítás	25,3	1,83	0,088

1. táblázat. A PSII maximális fotokémiai hatékonysága (Fv/Fm) a két égtáji kitettségben, hajnalban és délben, 2002 júniusban és júliusban, valamint 2003 júliusában. A kétszemponos variancia-analízis összefoglaló táblázata. A szignifikáns különbségek P értékei félkövér betűtípussal vannak kiemelve (P<0,05).

Fv/Fm	Kitettség	Hajnal	Dél
2002 június	É-ÉK	0,82±0,01 ^a	0,76±0,02 ^b
	D-DNy	0,82±0,01 ^A	0,73±0,01 ^B
2002 július	É-ÉK	0,73±0,05 ^a	0,67±0,04 ^a
	D-DNy	0,68±0,04 ^A	* 0,5±0,04 ^B
2003 július	É-ÉK	0,83±0,01 ^a	0,74±0,01 ^b
	D-DNy	0,81±0,01 ^A	0,72±0,02 ^B

2. táblázat. A PSII maximális fotokémiai hatékonyságának (Fv/Fm) átlagai és standard hibái a két égtáji kitettségben, hajnalban és délben, 2002 júniusban és júliusban, valamint 2003 júliusában. A kétszemponyos variancia-analízis Sidak post-tesztjének eredményei. 1-1 kitettségen belül a két napszak közötti szignifikáns különbséget ($P<0,05$) eltérő betű, míg adott napszakban a két kitettség közötti szignifikáns eltérést csillag jelöli.

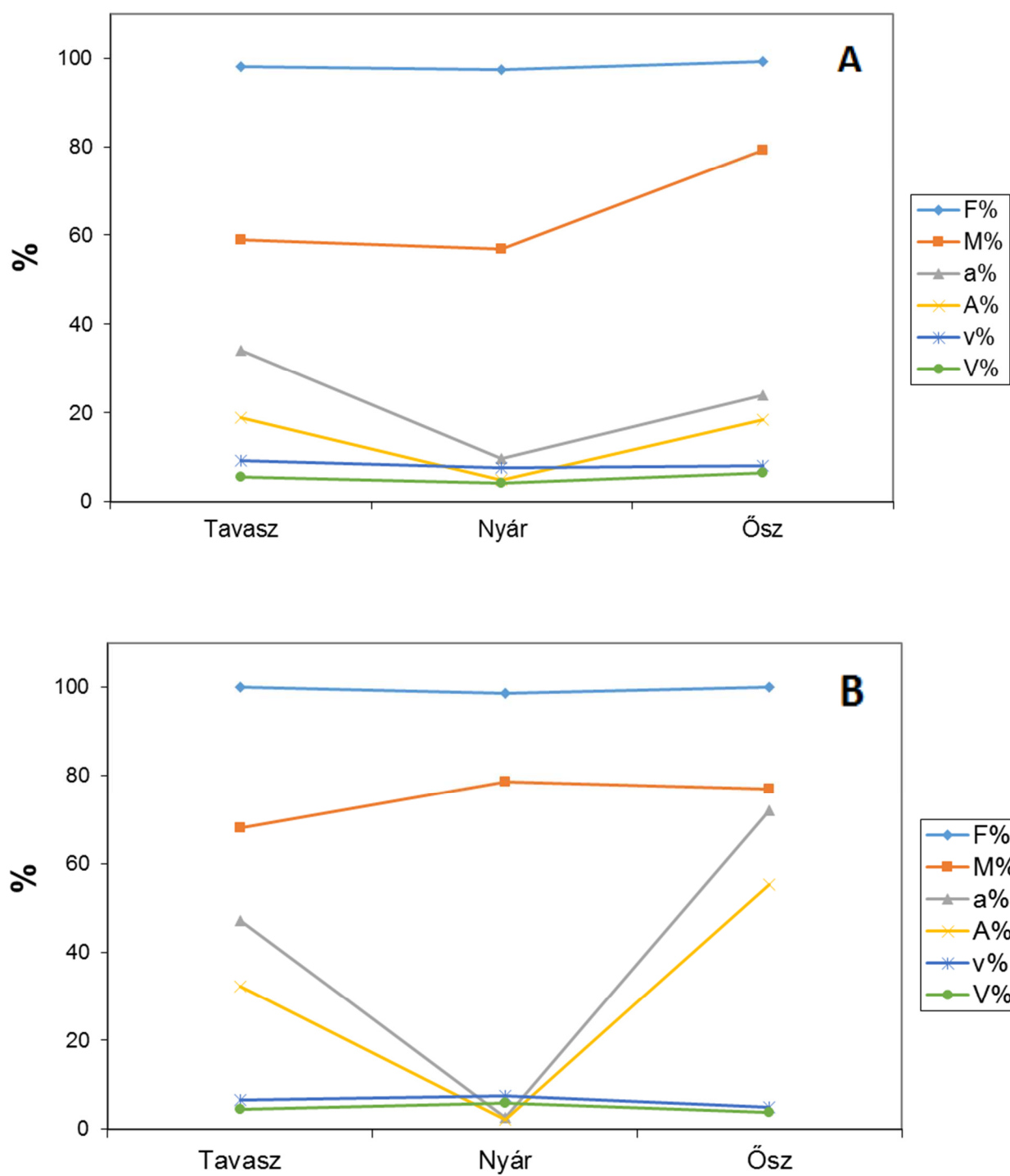


7. ábra. A PSII aktuális fényhozama (Φ_{PSII} , A) és a nem-fotokémiai kioltás (NPQ, B) délben a két égtáji kitettségben, júniusban és júliusban. Átlagértékek ± 1 SE, az adott időpontban a két kitettség szignifikáns különbségét csillag jelzi.

II.2.4. A gyökerek mikorrhizáltsága

A *B. pinnatum* mindhárom évszakban és mindkét kitettségben igen erősen mikorrhizált volt, a mikorrhizáltság gyakorisága (F%) végig a 100%-os érték közelében mozgott. Szembetűnő változás figyelhető meg az arbuszkulumok évszakai gyakoriságában, mind a mikorrhizált terület arbuszkulum-tartalmát (a%), mind a teljes gyökér arbuszkulum-tartalmát illetően (A%, statisztikai értékelést ld. később). Az arbuszkulumok gyakorisága nyáron jelentősen csökkent, a délies oldalon ez markánsabban nyilvánult meg, mint a kontroll növényeknél. Az egyes indexek szezonális változásában mindkét kitettségben hasonló trend mutatkozott (8/A, B. ábra). Figyelemre méltó még a vezikulumok kis gyakorisága (v%, V%) az összes feldolgozott mintában. Azokban a mintákban, ahol egyáltalán volt vezikulum, gyakoriságuk csak a legritkább esetben haladta meg a 30%-ot (V₁-es kategória).

A teljes gyökér arbuszkulum, ill. vezikulum-tartalma mindig kisebb, mint a mikorrhizált területé, vagy legfeljebb egyenlő, ha a mikorrhizáltság intenzitása 100% (a képletből adódóan). Ez érthető, hiszen annál kisebb a teljes gyökér vezikulum, ill. arbuszkulum-tartalma, minél nagyobb a fertőződéstől mentes gyökérrész. A mikorrhizáltság gyakoriságában (F%) a különböző kitettségben és különböző évszakokban vett minták között nem volt szignifikáns különbség (4. táblázat). Ez, és az értékek 100%-hoz közeli volta azt jelzi, hogy azon gyökerek arányát, amelyekben megtalálható a mikorrhiza valamely képlete, nem befolyásolta sem a két kitettség eltérő mikroklímája, sem az évszakok között fennálló néhány különbség (nyáron nagyobb a besugárzás, valamint kisebb a talajnedvesség, mint ősszel, vagy tavasszal).



8. ábra. É-ÉK-i oldal mikorrhizáltságának szezonális változásai (A ábra) és a D-DNy-i oldal mikorrhizáltságának szezonális változásai (B ábra) 2002-ben. A mikorrhizáltság gyakorisága (F%), a mikorrhizáltság intenzitása (M%), a mikorrhizált terület arbuszkulum- és vezikulum tartalma (a%, v%), a teljes gyökér arbuszkulum- és vezikulum tartalma (A%, V%).

Mikorrhizáltsági mutató	Hatás	Variancia (%)	F	P
F%	Kitettség	11,3	3,60	0,0699
	Évszak	11,9	1,90	0,1714
	Interakció	1,88	0,30	0,7436
M%	Kitettség	15,7	9,15	0,0058
	Évszak	26,4	7,67	0,0027
	Interakció	16,7	4,85	0,0170
a%	Kitettség	11,7	13,14	0,0013
	Évszak	48,3	27,19	<0,0001
	Interakció	18,7	10,51	0,0005
A%	Kitettség	16,4	24,49	<0,0001
	Évszak	50,4	37,71	<0,0001
	Interakció	17,2	12,85	0,0002
v%	Kitettség	12,8	3,95	0,0583
	Évszak	4,4	0,68	0,5140
	Interakció	5,4	0,83	0,4478
V%	Kitettség	2,6	0,79	0,3802
	Évszak	<0,1	<0,01	0,9942
	Interakció	17,9	2,70	0,0874

3. táblázat. A kétszemponos variancia-analízis összefoglalása a mikorrhizáltsági mutatók esetében. A szignifikánsnak tekintett P értékek ($P < 0,05$) félkövér betűtípussal vannak szedve.

Mikorrhizáltsági mutató	Kitettség	Tavaszi	Nyári	Őszi
F%	É-ÉK	98±1,3 ^a	97,3±0,7 ^a	99,3±0,7 ^a
	D-DNy	100±0 ^A	98,7±0,8 ^A	100±0 ^A
M%	É-ÉK	58,9±5,5 ^a	56,8±5,2 ^a	79,3±3,5 ^b
	D-DNy	68±1,9 ^A	* 78,6±3,4 ^A	77±2,2 ^A
a%	É-ÉK	34,1±7,7 ^a	9,6±3,3 ^b	24±4,4 ^{ab}
	D-DNy	47,1±11,2 ^A	2,6±1,1 ^B	* 72±2,2 ^C
A%	É-ÉK	18,8±3,6 ^a	4,8±1,4 ^a	18,5±2,8 ^a
	D-DNy	32,3±8,1 ^A	2,1±0,9 ^B	* 55,4±2 ^C
v%	É-ÉK	9,2±1 ^a	7,6±0,5 ^a	8,1±0,6 ^a
	D-DNy	6,6±2,1 ^A	7,4±1,4 ^A	4,9±1,1 ^A
V%	É-ÉK	5,5±0,8 ^a	4,3±0,2 ^a	6,4±0,3 ^a
	D-DNy	4,5±1,5 ^A	5,8±1,1 ^A	3,8±0,9 ^A

4. táblázat. Mikorrhizáltsági mutatók statisztikai értékelése kétszemponos variancia-analízissel, a Sidak post teszt eredményei. Az évszakok közötti eltéréseket betűk, míg adott évszak esetében a két kitettség közötti szignifikáns eltérést csillag (*) jelöli ($P < 0,05$).

A mikorrhizáltság intenzitása (M%) egy olyan súlyozott átlag, ahol az egyes kategóriák gyakoriságát átlagoljuk a kategóriák intervallumának közepével. Ez az index annál nagyobb, minél több erősen fertőzött gyökérdarab van a tárgylemezen. A szezonális változás az M% értékekben nem volt jellemző, de a mikorrhizáltság intenzitása az északi oldalon ősszel szignifikánsan nagyobb volt, mint tavasszal és nyáron (4. táblázat). A déli oldal ilyen különbséget nem mutatott. A két kitétség elég hasonlóan bizonyult mikorrhizáltság tekintetében, nyáron azonban a délies lejtőn szintén kimutathatóan nagyobb volt az erősen fertőzött gyökerek aránya az északihoz képest. Tehát míg a fertőzött gyökerek számában (F%) nem volt különbség a minták között, ha finomítjuk a vizsgálat léptékét, és figyelembe vesszük a fertőzés mértékét is (M%), egy-egy esetben különbségek adódtak mind az évszakok között, mind a két kitétség között.

Nyáron mindkét kitétségben igen alacsony volt a mikorrhizált terület arbuszkulum-tartalma (a%) a másik két évszakhoz képest (4. táblázat). Szignifikáns különbség azonban csak a délies lejtőkön volt (2. táblázat). Ősszel ugyancsak itt, a dél-délnyugati oldalon szignifikánsan nagyobb volt a mikorrhizált terület arbuszkulum-tartalma az észak-északkeleti oldalhoz képest. A nyári szárazság utáni csapadékosabb ősszel a naposabb déli oldalon új hajtások is megjelentek, a kedvező mikroklíma itt az arbuszkulum-tartalomra is hatással volt. Ugyanezt a képet mutatja a teljes gyökér arbuszkulum tartalma (A%) (4. táblázat). A déli lejtőkön mindhárom évszakban a gyökerek arbuszkulum-tartalma különbözött egymástól, és itt is ősszel volt a legmagasabb ez az érték (4. táblázat). Ugyancsak ősszel a délies lejtőkön vett mintákban mért arbuszkulumszám jóval nagyobb volt az északi lejtőkön. Ősszel a D-DNy-i oldalon új hajtások jelentek meg, emiatt a zöld levélterület is nagyobb volt, mint az É-ÉK-i lejtőkön, ami nagyobb volumenű anyagcserét jelent a déli hajtások esetében, és ez valószínűleg serkentette az arbuszkulumok mennyiségének szaporodását. Végeredményben majdnem minden esetben ki lehetett mutatni mind az évszakok, mind a kitétség hatását az arbuszkulum-tartalommal kapcsolatos mutatókra. Brundrett (1991) szerint egyes esetekben a mikorrhiza általi kolonizáltság egész évben nem változik, míg a szezonális dinamika az arbuszkulumok – melyek a gazda-mikorrhiza kapcsolat funkcionalitását tükrözik – gyakoriságában jelenik meg. Más, gyepekben végzett vizsgálatok (Lingfei *et al.* 2005, Lugo *et al.* 2003) erőteljes évszaki változást mutattak ki nemcsak az arbuszkulumok esetében, hanem a teljes kolonizáltságot tekintve. Az arbuszkulumok pl. eltűnhetnek, vagy számuk csökkenhet inaktív gyökerekben (szeneszcencia esetén). Ezzel nagyjából megegyező képet kaptam a *B. pinnatum* esetében is, a gyökerek inaktivitását a nyári szárazság válthatta ki. A kéttényezős varianciaanalízis egyik hatásra sem mutatott ki szignifikáns különbséget a vezikulum tartalmat mérő mutatók esetében

(v%, V%, 4. táblázat). Ez nem meglepő, hiszen, mint fentebb említettem, a vezikulumok gyakorisága minden mintában igen alacsony volt. Tehát a vezikulum-képződésre sem a különböző kitettségek eltérő mikroklímája, sem az évszakok változása nem volt hatással. Összefoglalva, a két hatás (kitettség és évszak) a hatból három mutató esetében volt szignifikáns (M%, a%, A%) és a hatások interakciója is szignifikánsnak bizonyult (3. táblázat).

II.3. Eredmények értékelése

Az átültetési kísérlet alátámasztotta, hogy az abiotikus környezetnek valószínűleg fontos szerepe van a *Brachypodium pinnatum* elterjedésének megakadályozásában a magyarországi erdőssztyepp zóna délies kitettségű domboldalain annak ellenére, hogy a közeli északi és keleti kitettségű lejtőkön tömegesen jelenik meg. Stressztoleráns kompetítor stratégiájának (Grime *et al.* 1988) köszönhetően nemcsak hosszú ideig túléli az eredeti erdőtakaró kivágását, hanem még dominánssá is képes válni az erdőterületek helyén létrejött és mesterségesen fenntartott (kaszálással vagy legeltetéssel) másodlagos gyepekben (Fekete *et al.* 1998, 2000, Virágh & Bartha 1998). A *B. pinnatum*-ra jellemző nagy fenotípusos és morfológiai plasztikusság (Mojzes *et al.* 2003) általában a szukcesszió közbenső stádiumainak növényfajainál gyakori (Bazzaz 1979, 1996, Bazzaz & Carlson 1982, Zangerl & Bazzaz 1983, Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1991, Abrams & Mostoller 1995, Murchie & Horton 1997, Roden *et al.* 1997, Kiato *et al.* 2000, Krause *et al.* 2001, Kalapos & Csontos 2003), ami megmagyarázza a tollas szálkaperje széleskörű elterjedtségét változatos élőhelyi környezetben. Az egyébként félárnyékos, facsérje-gyep mozaikkal jellemezhető magyarországi élőhelyeken előforduló faj a magas fényintenzitással rendelkező árnyék nélküli gyepekben eléri abiotikus toleranciatartományának határait, amit csökkent fotoszintetikus aktivitása (Mojzes *et al.* 2003) és növekedése (Fekete *et al.* 1998, Virágh & Bartha 1998) mutat. Vizsgálatom alapján elmondható, hogy a déli-délnyugati fekvésű löszlejtők forró, száraz mikroklímája erősen gátolja mind a növekedését, mind fotoszintetikus hatékonyságát ennek a széleslevelű fűfajnak, legalábbis az átlagosnál szárazabb években. Ezeket a hatásokat teljesen kifejlett növényeken figyeltem meg, minthogy kifejlett hajtásokat ültettem át a déli lejtőre (az átültetés folyamata által okozott stresszhatás a kontroll hajtásoknál is érvényesült, ugyanis ezeket is átültettem eredeti állományukban). Így nem a megtelepedés önmagában is nehéz folyamatát vizsgáltam, hanem a megtelepedés utáni fennmaradást próbáltam modellezni. A *B. pinnatum* elterjedésének északi határán, Nagy-Britanniában kizárólag a délies lejtőkre jellemző (Grime *et al.* 1988), amelyek mikroklímája hasonló az elterjedésének déli határát jelentő Magyarország északias lejtőin található

lőszgyepjeinek mikroklímájához. Azok a fajok, amelyek különböző makroklímájú területeken is megélnek, olyan élőhelyeket kedvelnek, amelyek mikroklímája hasonló környezetet biztosít számukra eltérő éghajlaton is.

A hajtások hamarabb indultak fejlődésnek a déli kitettségű domboldalon az északi oldalhoz képest, valószínűleg a melegebb mikroklíma hatására. Ugyanakkor a fotoszintetikusan aktív levélfelület nagyobb mértékben és hamarabb indult csökkenésnek a déli oldalon, valamint a hajtások magassága is elmaradt az északi oldalon növékéhez képest. A klorofill-fluoreszcencia indukciós mérések szerint átlagos időjárási viszonyok között a levelek védetnek bizonyultak a besugárzással szemben, azonban a 2002 júliusában bekövetkező extrém szárazság és magas besugárzás együttese a levelek fénykárosodásához vezetett, amit a fotokémiai reakciók (ΦPSII, Fv/Fm) és a nem-fotokémiai kioltás (NPQ) együttes csökkenése valószínűsít. A nyári szárazság a hajtások többségének elszáradását okozta a délies lejtőn, míg az északi oldalon csak a hajtások ötöde mutatott szenescenciát. Az őszi esők új hajtások kifejlődését serkentették a déli oldalon, így a vegetációs periódus végén a hajtások összlevélterülete ismét hasonlóvá vált a két kitettségben. Ismert, hogy a *B. pinnatum* rizómáin található gazdag rügybank (de Kroon & Knops 1990, de Kroon & Schieving 1990, Molnár 2003) nagyfokú regenerációra ad lehetőséget, ami elősegítheti a faj fennmaradását a déli lejtőkön, azonban több egymást követő szárazabb év valószínűleg kimerítené még ezt a regenerációs tartalékot is. Valóban, a vizsgálatok utáni 3. évben az átültetett hajtások fele maradt csak életben, a későbbi években pedig teljesen eltűntek.

A *B. pinnatum*-ra általában nagymértékű mikorrhiza-kolonizáltság jellemző, legtöbbször a 60 %-ot is meghaladó mértékben (Barni & Siniscalco 2000). Ezt megerősíti jelen vizsgálatom is, ami kitettségtől és évszaktól függően 50-80%-os kolonizáltságot mutatott. Hasonló eredményeket kapott Füzy *et al.* (2014) is, ők 50 %-os mikorrhizáltságot mértek az északi oldalon. A vezikuláris-arbuszkuláris mikorrhiza elősegíti a növények tápanyagfelvételét, nemcsak a nehezen mobilizálható foszfort (Brundrett 1991, Harrison van Buuren 1995, Pate 1994), hanem egyes esetekben a vízhiányból adódó stresszhatást is enyhíti (Füzy *et al.* 2008). A gyökerek arbuszkulum-tartalma a hajtások fiziológiai aktivitásának megfelelő évszakos ingadozást mutatott. Az átlagnál nagyobb szárazság hatására csökkent az arbuszkulumok mennyisége mindkét kitettségben, de a csökkenés mértéke a déli oldalon nagyobb mértékű volt. Az arbuszkulumok megritkulása a foszforfelvétel mellett a vízfelvételt is csökkenthette, hiszen a mikorrhiza kapcsolat képes mérsékelni a közepes mértékű szárazságstressz hatását (Augé *et al.* 1992, Davies *et al.* 1992, Al-Karaki & Al-Raddad 1997). Ősszel a déli kitettségben megfigyelt hajtásnövekedés jelezte anyagcsere aktivitással együtt a mikorrhiza kolonizáltság

mértéke is megnőtt. A vezikulumok gyakorisága minden évszakban alacsonynak mutatkozott. A mikorrhiza-kolonizáltság vizsgálatunkhoz hasonló mintázatot mutató évszaki változását figyelték meg hazai és külföldi kutatások is. A kolonizáltság az esős évszakban érte el maximumát két amerikai vizsgálatban (Lugo *et al.* 2003, Sigüenza *et al.* 1996), valamint Füzy *et al.* (2014) is júniusban mérte a legmagasabb mikorrhiza intenzitást ugyanazon az élőhelyen, ahol jelen kutatás is folyt.

III. 2. ESETTANULMÁNY

Lokális térfoglaló és inváziós fűfajok dominánssá válásának hatása nem-inváziós fűvek mikorrhizáltságára

Ebben az esettanulmányban két hipotézist vizsgáltam (1., 2.).

H/1.: Az inváziós fajok mikorrhizáltságának mértéke eltér a nem-inváziós fajokétól.

H/2.: Az inváziós fajok által dominált gyepekben a nem-inváziós fajok mikorrhizáltságának mértéke eltér a természetes állapotú, inváziós fajoktól mentes állományokban mérthez képest.

A kérdések megválaszolására két terepi vizsgálatot végeztem Alföldi gyepekben. Az első vizsgálat helyszínéül az Alföld északi részén, erdőssztyepp-zónában lévő löszgyepet választottam Isaszeg határában. Ezen a területen már korábban is folytak vegetációdinamikai és a gyepalkotó *Brachypodium pinnatum*-ot érintő ökofiziológiai kutatások (Virágh & Bartha 1998, Mojzes *et al.* 2003, Endresz *et al.* 2005). A második hipotézist a Duna-Tisza közti hátság fülöpházi buckavidékének homoki gyepjeiben teszteltem. A mezőgazdasági művelés mellett napjainkban leginkább az inváziós fajok terjedése veszélyezteti ezeket a pusztagyepeket (Molnár *et al.* 2012). A gyepalkotó fajok arbuszkuláris mikorrhiza-kapcsolatait csak az elmúlt évtizedben kezdték el vizsgálni (Kovács & Bagi 2001, Kovács & Szigetvári 2002), a vizsgált fűfajok mikorrhiza-kolonizáltságról irodalmi adatokkal rendelkezünk a *B. ischaemum* (Shah *et al.* 2009a, Wilson *et al.* 2012), a *B. pinnatum* (van der Heijden *et al.* 1998, Endresz *et al.* 2005), a *B. inermis* (Turnau *et al.* 2008, Shah *et al.* 2009a), a *C. epigeios* (Rydlová & Vosátka 2001, van der Staaij *et al.* 2001) és a *C. dactylon* (Cabello 1997, Lingfei *et al.* 2005) esetében.

III.1. Anyag és módszer

III.1.1. A mintavételi területek jellemzése

Az isaszegi mintavételi terület löszvegetációja és a vizsgált fajok bemutatása

Az első vizsgálati terület megegyezik az első esettanulmányéval, részletes leírása a II.1.1 fejezetben található. Az itt vizsgált fajokat az 5. táblázat foglalja össze.

Fotoszintézis típusa	Inváziós	Lokális térfoglaló	Nem-inváziós
C ₃	<i>Calamagrostis epigeios</i>	<i>Brachypodium pinnatum</i>	<i>Chrysopogon gryllus</i>
C ₄	<i>Cynodon dactylon</i>	<i>Bothriochloa ischaemum</i>	<i>Bromus inermis</i>

5. táblázat. Az isaszegi mintavétel során vizsgált fajok

Az 1. vizsgálatban kiválasztott pázsitfűfajok a löszvegetáció tipikus gyeppalkotó növényei, melyek a vegetációdinamikában különböző szerepet töltenek be.

A siskanád (*Calamagrostis epigeios*) Euráziában elterjedt őshonos, élő pázsitfű, a természetes növényzet tagja homoki élőhelyeken, árterületeken, sztyeppréteken és szubmontán gyepekben. Közép-Európában természetes élőhelyeiből kevés található, leginkább az emberi művelés alól felhagyott területeken, természetközeli élőhelyeken, pl. felhagyott szőlőkben, kaszálóréteken és felhagyott legelőkön gyakori (Sendtko 1999, Holub 2002, Sedláková & Fiala 2001, Házi & Bartha 2002, Fiala *et al.* 2003, Somodi *et al.* 2004, Stránská 2004). Több kutatás is kimutatta, hogy emberi tevékenység nyomát őrző élőhelyen a *Calamagrostis epigeios* gyakran tömegesen elterjed (pl. vágásnövényzet, leégetett gyepek, homoki gyepek és homoki sztyepprétek degradált foltjai; Soó 1973, Csontos 1996, Rebele & Lehmann 2001, Tamás 2001). Ezzel jelentősen megváltoztatja a gyepek fajösszetételét és dinamikáját, különösen Közép-Európában (Rebele 1996, Rebele & Lehmann 2001, Sedláková & Fiala 2001, Házi & Bartha 2002, Fiala *et al.* 2003), ahol Prach & Pyšek (2001) szerint képes a spontán szukcesszió megállítására (Prach & Pyšek 2001). Mint idegenhonos, inváziós faj Észak-Amerikában is problémát okoz (Aiken *et al.* 1989). Gyors elterjedését segíti klonális megjelenése, vegetatív terjedése és a rizómákból történő regenerálódása (Rebele & Lehmann 2001). Propagulumai már a művelés alatt is jelen lehetnek a gyepekben, de elterjedését akadályozza a folyamatos mezőgazdasági tevékenység, pl. legelés (Klimeš & Klimešova 2001, Rebele & Lehmann 2001, 2002). A *C. epigeios* dominálta gyepek alacsonyabb diverzitásúak a környező természetközeli gyepeknél (ten Harkel & van der Meulen 1995, Rebele 1996, Sedláková & Fiala 2001, Süss *et al.* 2004).

A csillagpázsit (*Cynodon dactylon*) feltehetőleg Afrikából származó élő pázsitfű, valószínűleg archeofiton (Terpó *et al.* 1999), szubtrópusi és meleg mérséklet éghajlatú területeken ma már világszerte elterjedt, a világ második legagresszívabb gyomfaja (Holm *et al.* 1977, Hunyadi 1988). Hazánkban sokféle gyomtársulásban előfordul (Borhidi 2003), fényben gazdag leromlott területeken tömeges, irtása nehéz. Elsősorban a náduszokon

leggyökerező, kúszó szárakkal és a dúsan elágazó, drótszerű tarackjaival terjed. A szárak elsődleges szerepe a forrásban gazdag foltok megkeresése. A tarack, amely a talajban legfeljebb 1 m mélyen helyezkedik el, a tápanyagokat raktározza, és a regenerációhoz szükséges rügyeket biztosítja (Dong & de Kroon 1994). C₄-es fotoszintézis típusú fű, ezért a C₃-as fűfajokhoz képest nyáron magasabb fotoszintetikus teljesítmény és vízhasznosítási hatékonyság jellemzi (Kalapos 1994). Hőigényes, szénasszimilációjának és fitomassza termelésének csúcsideőszakát a C₃-asokénál később (június-júliusban) éri el (Körmöczy *et al.* 1981, Kalapos 1994). Széles ökológiai tűrőképességű a talaj típusával (homoktól az agyagig), vízellátottságával és kémiai jellemzőivel (sótartalom, kémhatás) szemben (Holm *et al.* 1977, Kalapos 1994). A *C. dactylon* hazánkban elsősorban lösz- és homoki legelőkön, felhagyott szántókon és utak szélén válik uralkodóvá, amelyet az emberi tevékenység is nagymértékben elősegít (Magyar 1933, Hargitai 1940, Soó 1973, Zólyomi & Fekete 1994). Különösen a legnagyobb besugárzásnak kitett buckahátak és délies fekvésű buckaoldalak félsivatagi jellegű, gyér növényzetében társulásalkotó (Magyar 1933). Gyökérzetének fő tömege a talaj 20-50 cm mély rétegében helyezkedik el, legnagyobb gyökérmélysége kb. 80 cm. Inváziós viselkedését külföldi szerzők is vizsgálták, tengerparti prérin, az aszályfás (*Prosopis* sp.) szavannákon és fenyőelegyes tölgyesekben (Grace *et al.* 2001) is terjed.

A C₄-es fotoszintézis típusú fenyérfű (*Bothriochloa ischaemum*) és a C₃-as tollas szálkaperje (*Brachypodium pinnatum*) bolygatás hatására gyakran válik tömegessé azokban a gyepekben, ahol egyébként is előfordul (Hargitai 1940, Zólyomi & Fekete 1994, Virágh 2002). Ezért ezeket a fajokat a „lokális térfoglaló” kategóriába soroltuk. A *B. ischaemum* gyakran lokálisan tömegessé válik hazai lösz- és homoki sztyepprétek túllegeltetés okozta leromlása során (Hargitai 1940, Zólyomi & Fekete 1994, Virágh 2002), vagy más nyílt, a másodlagos szukcesszió korai fázisában lévő, ruderalis élőhelyeken (pl. felhagyott szántóföldeken); ún. belső invázió (Fekete 1994).

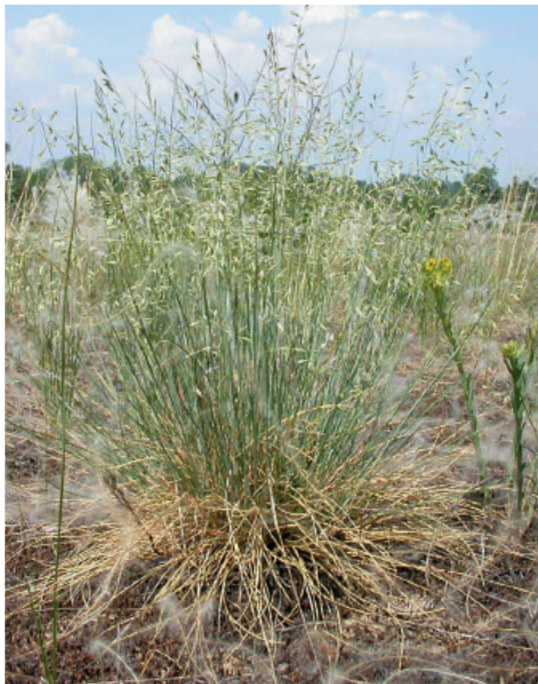
A C₃-as *Bromus inermis* és a C₄-es *Chrysopogon gryllus* ezen gyepterületek jellemző fajai, őshonos, nem terjedő növények. A *Bromus inermis* hazánkban nagy tömegben nem terjedő, eredetileg felnyíló száraz tölgyesekben és szegélyükön jellemző (Zólyomi & Fekete 1994). Észak-amerikai mérsékelt-övi gyepekben azonban ez a fű sikeres özönnövény (D'Antonio & Vitousek 1992, Grilz & Romo 1994, Grace *et al.* 2001).

III.1.2. A fülöpházi mintavételi terület homoki vegetációja és a vizsgált fajok bemutatása

A Duna-Tisza közének homoki növényzete potenciális erdőssztyepp zónában helyezkedik el (Soó 1931, Zólyomi & Fekete 1994, Mátyás & Czímber 2004), de a klímazonálistól eltérő, edafikus vegetációtípus. Különleges tulajdonságait a rossz vízgazdálkodású, durva szemcséjű, meszes homok alapközetén kialakuló szemiárid klímának köszönheti (Zólyomi *et al.* 1997, Kun 2001). A kiskunsági homoki vegetációfejlődés részletes, terepi vizsgálatokon alapuló kutatásai szerint (Fekete 1992, Bartha 2007) a szukcesszió az eredeti elgondolásokhoz képest (pl. Magyar 1933, Hargitai 1940, Zsolt 1943) sokkal kevésbé determinisztikus, nagy belső változatosságot mutat, gyenge a kompozíciós differenciáltsága és az elsődleges, másodlagos szukcesszió egymásba ágyazódik. A primer szukcesszió első állomásai a nyílt, évelő homokpusztagyepek (*Festucetum vaginatae* Rapaics ex Soó 1929 em. Borhidi 1996). Ezek leggyakrabban buckatető, vagy délies kitettséggű buckaoldalak csupasz homokfelszínét frissen megkötő, félsivatagi jellegű növénytársulások. Lehetnek igen laza szerkezetűek, amelyekben uralkodó a *Festuca vaginata*, vagy idősebb, kevésbé nyílt állományok, ahol a *Stipa borysthénica* vagy mindkét fűfaj domináns. Gyakran fejlett kriptogám borítás, magas életforma- és funkcionális diverzitás (Kalapos 1991, 1994) és jól elkülöníthető aszpektusok (Kárpáti & Kárpáti 1955) jellemzik. Az évelő homoki gyepek sérülésekor beinduló másodlagos szukcesszió pionír társulása lehet az egyéves nyílt vadrozs-fedélrozsok gyepe (*Secali sylvestris-Brometum tectorum* Hargitai 1940), amely laza szerkezetű, és alacsony termetű lágyszárúakból áll (Biró & Molnár 1998, Bartha 2007). A homoki szukcessziósor extrazonális zárótársulásának a nyáras-borókások (*Junipero-Populetum albae* /Zólyomi ex Soó 1950/ Szodfridt 1969) tekinthetők (Fekete 1992). Faji összetételük és megjelenési formájuk változatos, eredetük vitatott: a homoki tölgyesek leromlása vagy a legszárazabb homokterületek természetes szukcessziója során alakultak ki (Babos 1955, Szodfridt 1969). A homoki sztyepprétek (*Astragalo austriaci-Festucetum sulcatae* Soó 1957) nem részei a primer szukcessziósornak (Fekete 1992), humuszban gazdagabb talajú és jobb vízellátottságú sík homokfelszíneken alkottak egykor kiterjedt állományokat (Biró & Molnár 1998, Molnár *et al.* 2008). A Kiskunság homoki területeinek egyik természetes előfordulású erdőtársulása a melegebb és szárazabb mikroklímájú, ligetes pusztai tölgyes (*Populo canescenti-Quercetum roboris* /Hargitai 1940/ Borhidi in Borhidi & Kevey 1996) a másik a zárt lombkoronájú, üdebb gyöngyvirágos tölgyes (*Polygonato latifolio-Quercetum roboris* /Hargitai 1940/ Borhidi 1996). Ezek mára már csak foltokban maradtak fenn (Biró 2008).

A terület felszínét elsősorban durva meszes homok borítja, amelyet a szél a Duna pleisztocén kori hordalékának anyagából fújt ki és felszínalakító tevékenysége révén több időszakban is áthalmozott (Pécsi 1967, Borsy 1977). A homokbuckák talaját nagyobbérszt karbonátos, gyengén humuszos (Kovács-Láng 1970) futóhomok alkotja (Stefanovits 1992, Kovács-Láng *et al.* 2000), amely gyenge víztartó képességének köszönhetően könnyen kiszárad. Az ilyen talaj további jellemzője az alacsony felvehető ásványi tápanyagtartalom (különösen a N és a P; Kovács-Láng 1975) és a szélsőséges hőmérsékleti viszonyok (nyáron a homokfelszín 60-70 °C-ra is felmelegedhet; Fehér 1935, Hargitai 1940). A buckaközi mélyedésekben humuszos homoktalajok és réti talajok az uralkodók. Éghajlata meleg mérsékelt, amely erőteljesen a szubmediterrán csapadékeloszlás (májusi-júniusi és októberi-novemberi kettős csapadékmaximum), valamint a kontinentális sztyeppklíma (nyári csapadékmaximum) befolyása alatt áll (Zólyomi *et al.* 1997, Kun 2001). Az évi csapadékösszeg 505 mm (Kecskemét, 1961- 1990 közötti átlag), júniusi maximummal (72,6 mm), amelyet gyakran nyár közepi szemiarid periódus követ. Az évi középhőmérséklet 10,4 °C, a legmelegebb hónap (július) középhőmérséklete 21,1 °C, a leghidegebb januáré -1,9 °C (Kovács-Láng *et al.* 2000). A területen a természetes szubmediterrán erdőssztyepp vegetáció jellemző alkotóinak sajátos mozaikja jön létre: nyílt homokpusztagyepek, buckaközi serevényfüzesek, nyáras-borókás facsoportok és nyársarjas cserjés foltok.

A magyar csenkesz (*Festuca vaginata* - 4. kép) és a homoki árvalányhaj (*Stipa borysthenica* - 5. kép) a pannóniai mészkedvelő nyílt homokpusztagyepek (*Festucetum vaginatae*) évelő, szubmediterrán elterjedési jellegű, szubendemikus pázsitfüve. Mindkét növényfaj ezen társulás specialistája, a zavarást kevésbé tűri (Cecserits & Rédei 2001). A magyar csenkesz tömötten gyepes, csomós növekedésű, C₃-as fotoszintézisű xerofiton, amelynek egy tavaszi (április-május) nagyobb és egy őszi kisebb szénasszimilációs és fitomassza termelési maximuma van (Almádi *et al.* 1986, Kovács-Láng 1974, Kalapos 1994). Sűrű, cérnavékony szálakból álló bojtos gyökérzetével gazdagon behálózza a talaj felső (5-20 cm-es) rétegét (Simon & Batanouny 1971), de legfeljebb 60 cm mélyre hatol (Hahn 2001). A rendszeres nyárközépi aszályhoz számos morfológiai és fiziológiai sajátosság révén alkalmazkodott, ám érzékeny a szokatlan időzítésű (pl. tavaszi) és/vagy tartós szárazságra (Kovács-Láng *et al.* 2005). Mérsékelt vízforgalma lehetővé teszi, hogy a levél vízállapotát stabilan fenntartsa (Tuba 1984, Almádi *et al.* 1986, Kalapos 1989, 1994). A homoki árvalányhaj szélesebb, eurázsiai elterjedésű kontinentális flóraelem, Közép-Kelet Európában (így Magyarországon is) posztglaciális reliktnak tekintett veszélyeztetett faj. Gyökere a homoki fűfajokénál mélyebbre hatol, és nagyobb talajtérfigatot hálóz be (Simon & Batanouny 1971).



4-5. kép: A nyílt homokpusztagyep két domináns pázsitfűfaja, a *Festuca vaginata* (balra) és a *Stipa borysthenica* (jobbra). Kovács-Láng *et al.* (2008) munkájából.

III.1.3. Mintavétel

Az első hipotézis tesztelésére hat pázsitfűfaj gyökerének arbuszkuláris mikorrhizakolonizáltságát vizsgáltam az Isaszeg közelében lévő Szarkaberk-völgy löszgyepeiben. Minden faj esetében 5, véletlenszerűen kiválasztott növény gyökeréből vettem mintát. A második vizsgálathoz a mintavétel a Kiskunságban történt, egy Fülöpházához közeli homokpusztagyepben. Az őshonos, nem-inváziós fajokat az élő homokpusztagyep (*Festucetum vaginatae*) jellemző gyepalkotó fűfajai, a homoki csenkesz (*Festuca vaginata*) és a homoki árvalányhaj (*Stipa borysthenica*) képviselték, míg az inváziós fajokat a siskanád (*Calamagrostis epigeios*) és a csillagpázsit (*Cynodon dactylon*). Három gyepállományt mintavételeztem: a) természetközeli élő homokpusztagyepben, ahol inváziós növényfajok nem találhatók, b) *C. epigeios* uralta homoki gyepállományban és c) *C. dactylon* uralta homoki gyepállományban. A *Festuca vaginata* és a *Stipa borysthenica* esetében mindhárom állományból 5 gyökérmintát gyűjtöttem fajonként, míg *C. epigeios* gyökérmintát (5 db-ot) a b) állományból, *C. dactylon* gyökérmintát (5 db) a c) állományból gyűjtöttem. Állományon belül a mintázandó növényeket véletlenszerűen választottam ki. A mintavételezés 2006 júniusában történt.

III.1.4. Mikorrhizáltság becslése

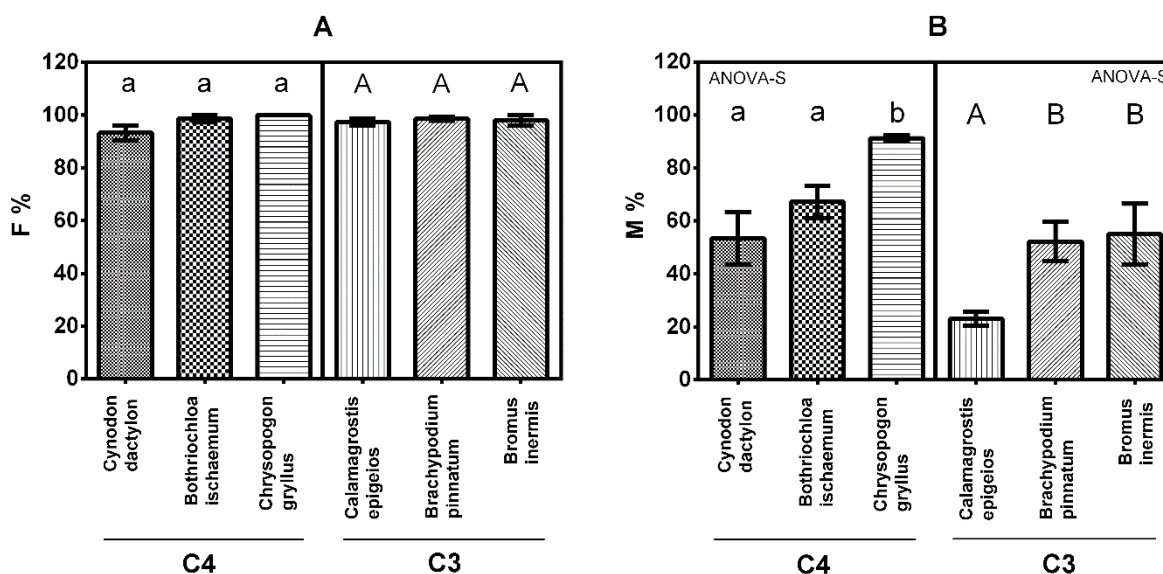
A terepen gyűjtött gyökérmintákat a feldolgozásig 50 %-os etanolban, 5 °C-on tároltam. A gyökerek festése Grace & Stribley (1991) módszere alapján történt anilinkék festéssel. A festési eljárást a II.1.10. fejezet tárgyalja. A festett gyökérmintákból 30 db, kb. 1-2 cm hosszúságú hajszálgyökeret vizsgáltam tárgylemezen és mikroszkóp segítségével becsültem meg a kolonizáltság mértékét és az arbuszkulumok, vezikulumok mennyiségét Trouvelot *et al.* (1986) módszere alapján. A számolt mikorrhizáltsági mutatók a következők voltak: a mikorrhizáltság frekvenciája (F%), a mikorrhizáltság intenzitása (M%), az arbuszkulumok gyakorisága a kolonizált gyökérszakaszban (a%), az arbuszkulumok gyakorisága az egész gyökérre vetítve (A%), a vezikulumok gyakorisága a kolonizált gyökérszakaszon (v%), és a vezikulumok gyakorisága az egész gyökérre vetítve (V%). A módszer részletes leírása a II.1.10. fejezetben található.

III.1.5. Az adatok statisztikai feldolgozása

A mikorrhiza-kolonizáltsági mutatók összehasonlítására egytényezős varianciaanalízist (ANOVA) használtam Tukey HSD post hoc teszttel. Minden különbséget $p < 0,05$ esetén tekintettem szignifikánsnak. Mivel az ANOVA azonos mintaelemszámok és hasonló varianciák esetén elég robusztusnak tekinthető még akkor is, ha az adatok nem normális eloszlásúak (Quinn & Keough 2002), nem végeztem normalitás teszteket. A varianciák homogenitását Levene teszttel vizsgáltam, amely szintén nem érzékeny az adatok esetleges nem normális eloszlására (Faraway 2002). Amennyiben a Levene teszt szerint az adatsor varianciája szignifikáns eltérést mutatott, az átlagok összehasonlítására egy speciálisan a heterogén varianciára kifejlesztett módosított egytényezős varianciaanalízist használtam (sandwich típusú kovariancia-mátrix becsléssel történő ANOVA, a továbbiakban ANOVA-S). Ezzel a módszerrel az ANOVA robusztussá válik a heteroscedasztikus adatsorokra (Zeileis 2006). A Levene teszt egy esetben mutatott ki szignifikáns különbséget a varianciák között, valamint marginálisan szignifikáns különbséget ($0,05 < p < 0,1$) négy esetben. Ezekben az esetekben az ANOVA helyett az ANOVA-S módszert használtam. Az ábrákon „ANOVA-S” felirattal jelöltem ezeket az összehasonlításokat. A statisztikai elemzésekhez a Graphpad Prism v5.04 (2007) programot és az R programcsomagot (R Development Core Team 2009) használtam. Ez utóbbi esetében a Levene teszthez a *car* csomagot (Fox & Weisberg 2011), míg a módosított ANOVA-hoz (ANOVA-S) a *sandwich* csomagot (Zeileis 2004) használtam.

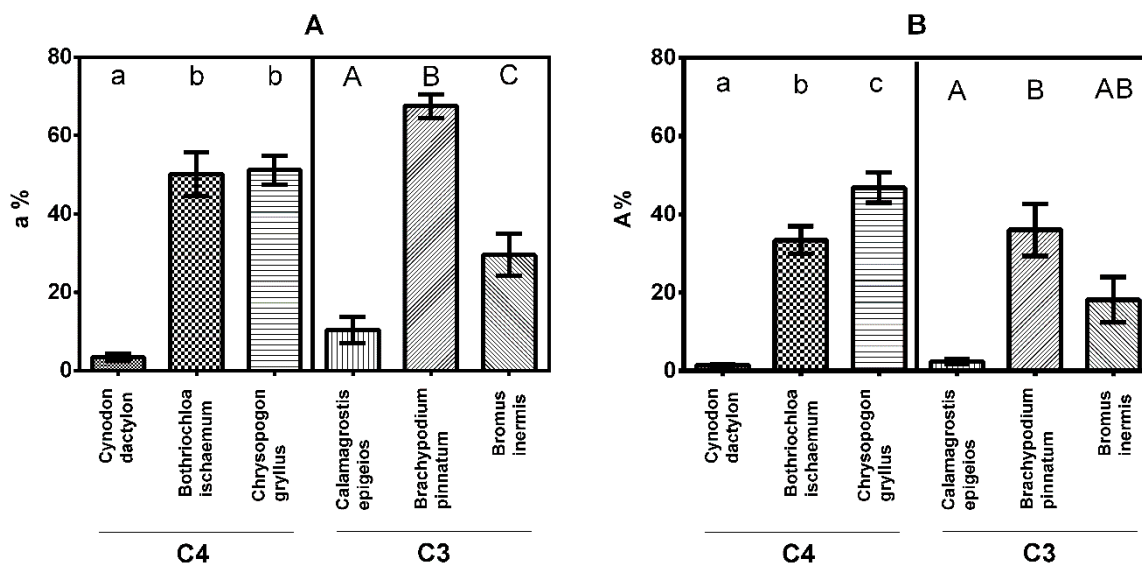
III.2. Eredmények

Az első vizsgálatban (H/1.) a gyökerek közel 100%-a tartalmazott mikorrhiza képletet (9/A ábra). A mikorrhizáltság intenzitása (M%), amely a kolonizáltság mértékét mutatja már jóval változatosabb képet festett, 31 és 91% között változott (9/B ábra). A két inváziós fűfaj (*C. epigeios* és *C. dactylon*) ezen értéke jelentősen eltért egymástól, és kolonizáltságuk csak fele, két-harmada volt a nem inváziós fűfajokénak (*B. inermis* és *Ch. gryllus* – 9/ B ábra). A „lokális térfoglaló” kategóriába sorolt fajok M%-a a C₄-es *B. ischaemum* esetében közbenső értékű volt, míg a C₃-as *B. pinnatum* a nem-inváziós *B. inermis*-hez hasonlított.



9. ábra. A H/1. vizsgálat fűfajainak arbuszkuláris mikorrhiza-kolonizáltsága. **A)** a mikorrhizáltság frekvenciája (F%), **B)** a mikorrhizáltság intenzitása (M%). A hibasávok az átlagok standard hibáját, a különböző kis, ill. nagy betűk a szignifikáns eltéréseket jelölik ($P < 0,05$).

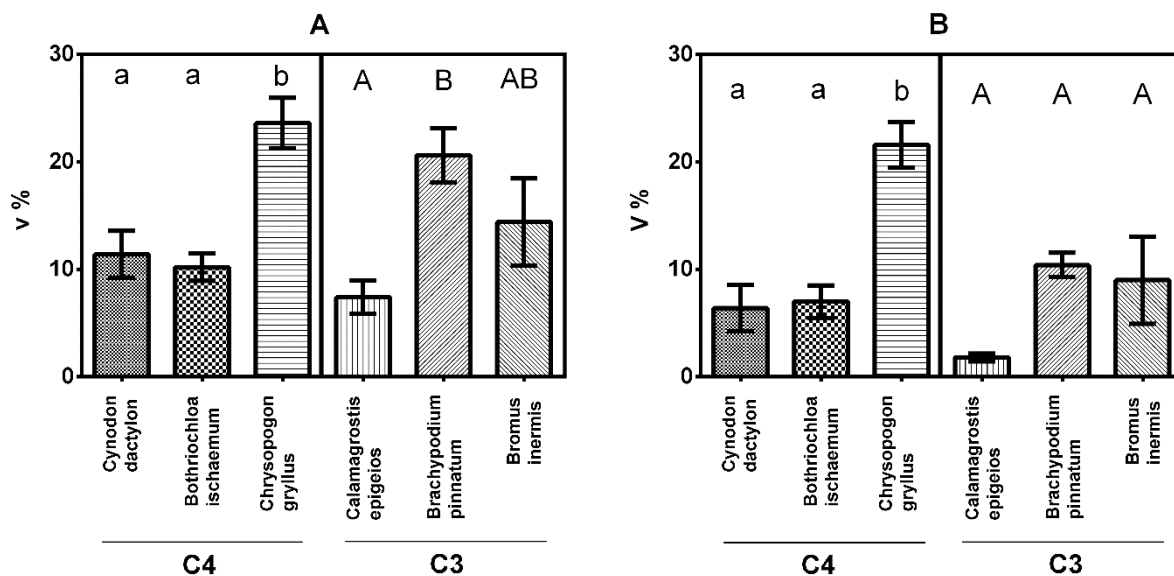
Az arbuszkulum-tartalom mindkét mérőszáma (a% és A%) hasonló mintázatot követett: a nem-inváziós és a lokális térfoglaló fajok gyökereiben többszörösen meghaladta az inváziós fajok gyökereinek arbuszkulum-tartalmát (előbbi 33-68%, utóbbi 1-12% 10/A, B ábra).



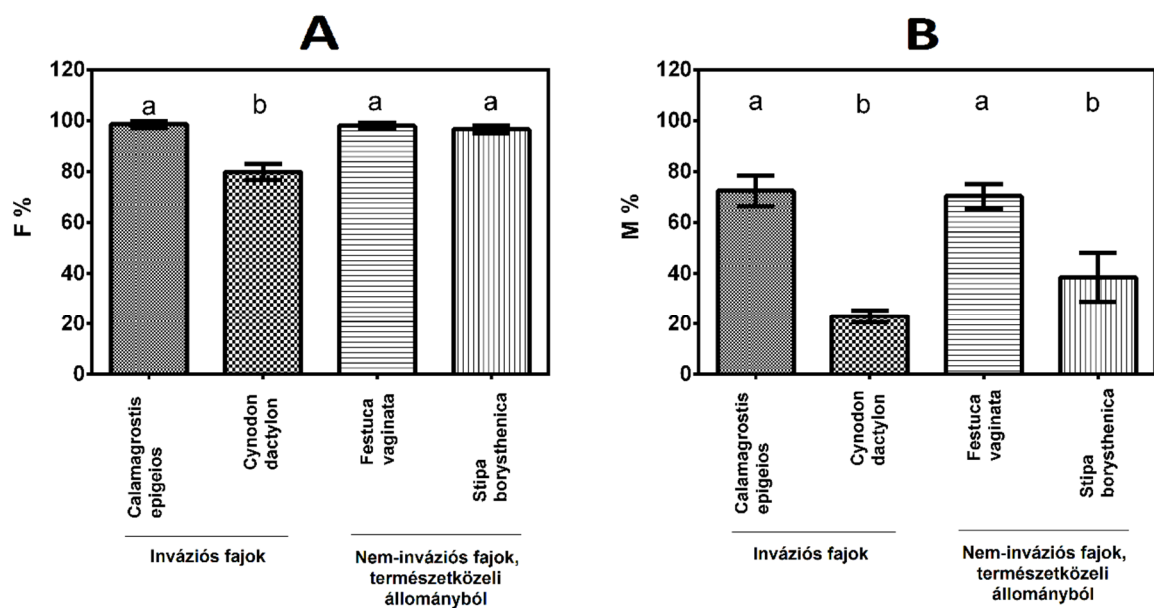
10. ábra. A H/1. vizsgálat fűfajainak arbuszkuláris mikorrhiza-kolonizáltsága. **A)** a kolonizált gyökér-régió arbuszkulum-tartalma (a%), **B)** a teljes gyökér arbuszkulum-tartalma (A%). A hibasávok az átlagok standard hibáját, a különböző kis, ill. nagy betűk a szignifikáns eltéréseket jelölik ($P < 0,05$).

A vezikulumok gyakorisága (v% és V%) az arbuszkulumokénál jóval alacsonyabbnak mutatkozott (3-23% - 11/A, B ábra). A C₄-es fotoszintézis típusú fűvek esetében az inváziós *C. dactylon* vezikulum-tartalma a nem-inváziós *Ch. gryllus*-énál szignifikánsan alacsonyabb volt, míg a lokális térfoglaló *B. ischaemum*-ével közel megegyezett. Legalacsonyabb vezikulum-tartalma a C₃-as inváziós kategóriába sorolt *C. epigeios*-nak volt (6/A kép), azonban szignifikáns különbséget csak a v% esetében mutattam ki a *B. pinnatum*-hoz viszonyítva (11/A ábra).

A második vizsgálatban (H/2) részt vevő fajok mindegyike mikorrhizás volt. A mikorrhizáltság gyakorisága (F%) közel 100%-osnak bizonyult a *C. epigeios*, a *F. vaginata* és a *S. borysthénica* esetében, a *C. dactylon* gyökereiben azonban szignifikánsan alacsonyabb volt (12/A ábra, 6/B kép). A *C. dactylon* és a *S. borysthénica* gyökereiben a mikorrhizáltság intenzitása (M%) jóval kisebb volt (23% és 38%), mint a *C. epigeios* és a *F. vaginata* gyökereiben (73% és 70% – 12/B ábra).

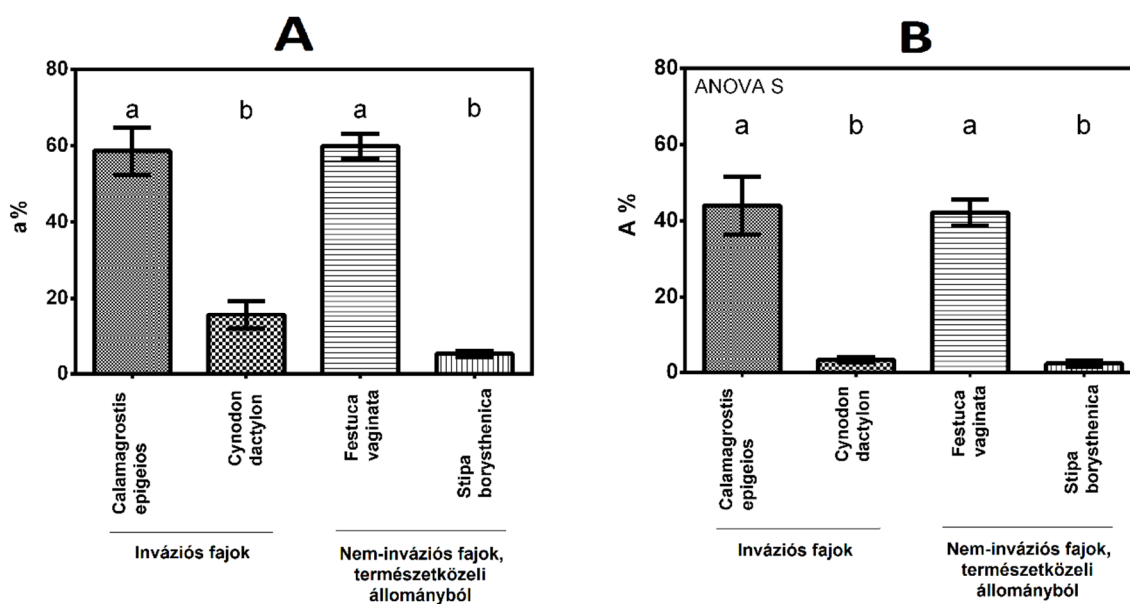


11. ábra. A H/1. vizsgálat fűfajainak arbuszkuláris mikorrhiza-kolonizáltsága. **A)** a kolonizált gyökér-régió vezikulum-tartalma (v%), **B)** a teljes gyökér vezikulum-tartalma (V%). A hibasávok az átlagok standard hibáját, a különböző kis, ill. nagy betűk a szignifikáns eltéréseket jelölik ($P < 0,05$).

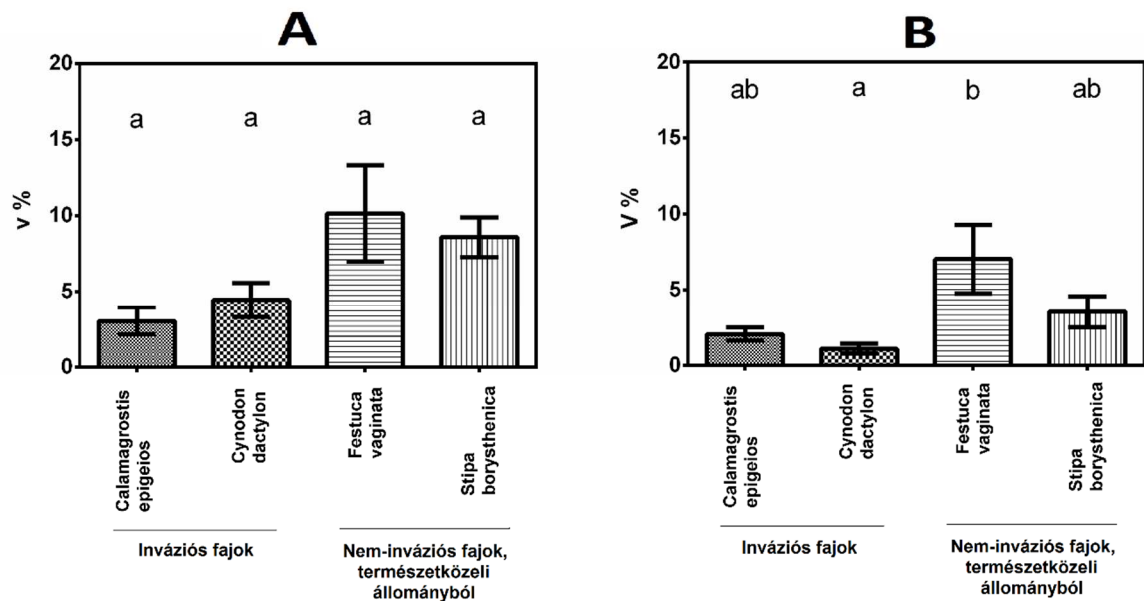


12. ábra. A H/2. vizsgálat fűfajainak arbuszkuláris mikorrhiza-kolonizáltsága. Az inváziós fajok az általuk dominált homoki gyeptől származnak, míg a nem inváziós fajok természetközeli nyílt homokpusztagyepből. **A)** a mikorrhizáltság frekvenciája (F%), **B)** a mikorrhizáltság intenzitása (M%). A hibasávok az átlagok standard hibáját, a különböző kis, ill. nagy betűk a szignifikáns eltéréseket jelölik ($P < 0,05$).

Az arbuszkulumok (a% és A%) esetében hasonló, de még kifejezettebb trendet figyelhetünk meg: a *C. epigeios* és a *F. vaginata* gyökereiben a kolonizált gyökérszakasz arbuszkulum-tartalma (a%) átlagosan 60% körüli volt, míg a teljes gyökéré 40% (13/A, B ábra), míg a *C. dactylon* és a *S. borysthénica* gyökereiben az előbbi (a%) átlagosan 17% alatt, az utóbbi (A%) átlagosan 4% alatt maradt (13/A, B ábra). A mikorrhizált gyökérszakasz vezikulum-tartalma (v%) nem volt szignifikánsan eltérő egyik fajban sem, a teljes gyökér vezikulum-tartalma (V%) a *C. dactylon* esetében szignifikánsan kisebbnek adódott, mint a *F. vaginata* gyökereiben (14/A, B ábra).

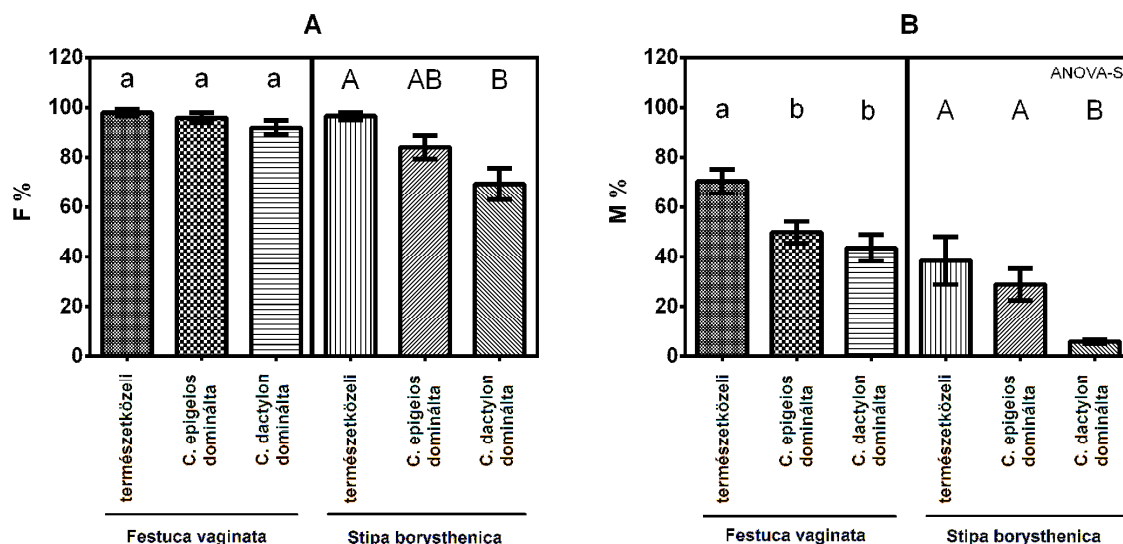


13. ábra. A H II/2. vizsgálat fűfajainak arbuszkuláris mikorrhiza-kolonizáltsága. Az inváziós fajok az általuk dominált homoki gyepből származnak, míg a nem inváziós fajok természetközeli nyílt homokpusztagyepből. **A)** a kolonizált gyökér-régió arbuszkulum-tartalma (a%), **B)** a teljes gyökér arbuszkulum-tartalma (A%). A hibásávok az átlagok standard hibáját, a különböző betűk a szignifikáns eltéréseket jelölik ($P < 0,05$).



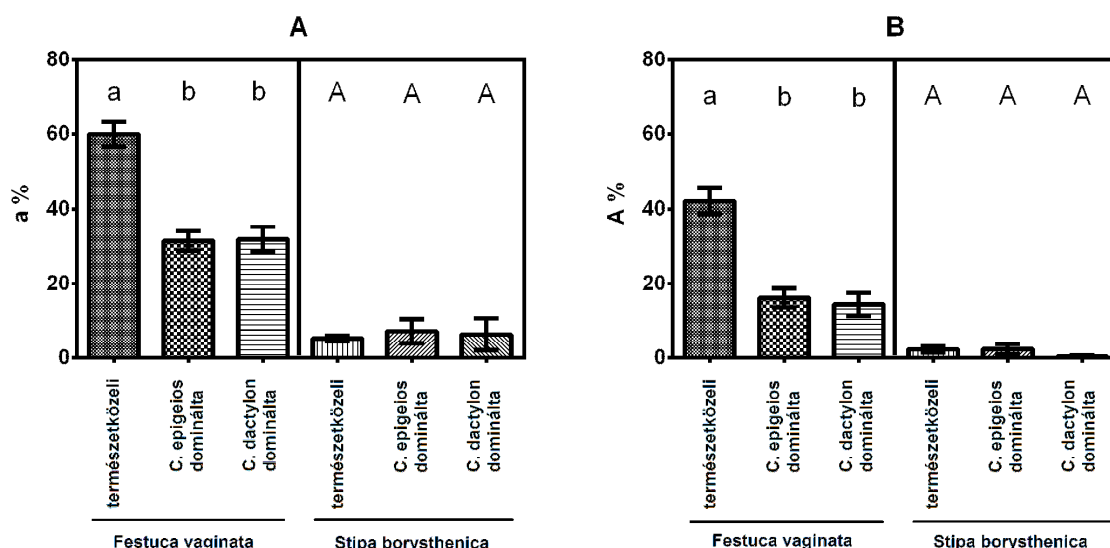
14. ábra. A H II/2. vizsgálat fűfajainak arbuszkuláris mikorrhiza-kolonizáltsága. Az inváziós fajok az általuk dominált homoki gyepből származnak, míg a nem inváziós fajok természetközeli nyílt homokpusztagyepből. **A)** a kolonizált gyökér-régió vezikulum-tartalma (v%), **B)** a teljes gyökér vezikulum-tartalma (V%). A hibasávok az átlagok standard hibáját, a különböző betűk a szignifikáns eltéréseket jelölik ($P < 0,05$).

A *F. vaginata* gyökérmintákban a mikorrhizáltság gyakorisága (F%) 90-100% között mozgott mindhárom állományban (természetközeli nyílt homokpusztagyep, *C. epigeios* ill. *C. dactylon* dominálta gyep, 15/A ábra). Ezzel szemben a mikorrhizáltság intenzitása (M%) jóval alacsonyabb volt ($\leq 50\%$) az előzőnkénti állományokban a természetközeli gyephez képest, ahol 70% körüli értéket számoltam (15/B ábra). A *F. vaginata* arbuszkulum-tartalmában (6/C kép) hasonló trendet figyelhetünk meg, mint amit a mikorrhizáltság intenzitása esetében láttunk, persze jóval kisebb értékekkel (16/A, B. ábra). A vezikulum-tartalom (v% és V%) is a természetközeli állományban volt a legmagasabb, de a különbség nem volt szignifikáns egyik változóra sem, minden bizonnyal azért, mert ennek volt a legnagyobb varianciája (17/A, B ábra).

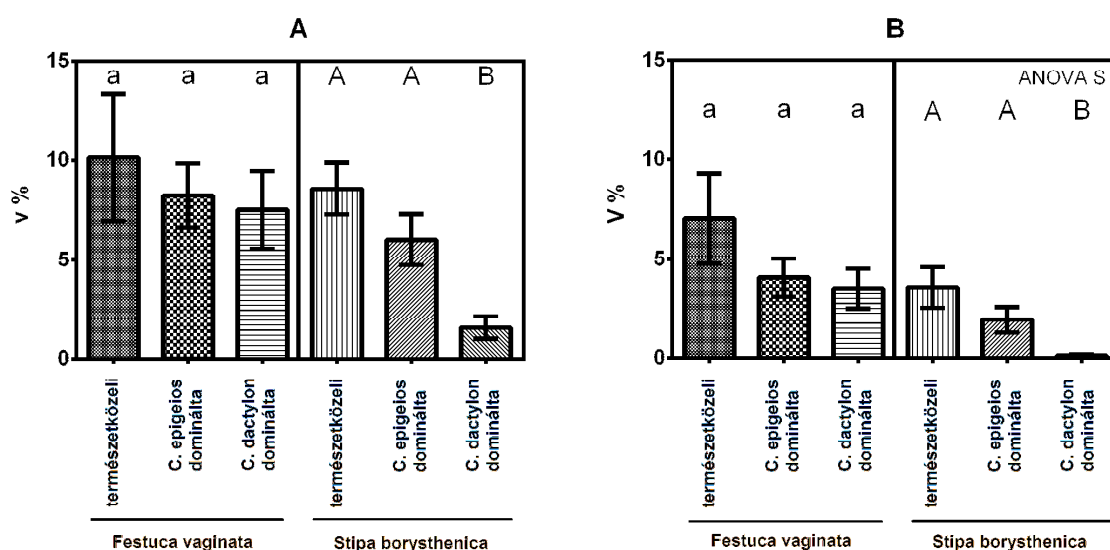


15. ábra. A *F. vaginata* és a *S. borysthénica* arbuszkuláris mikorrhiza kolonizáltsága különböző inváziós állapotú gyeppálmányokban. **A)** a mikorrhizáltság frekvenciája (F%), **B)** a mikorrhizáltság intenzitása (M%). A hibasávok az átlagok standard hibáját, a különböző kis, ill. nagy betűk a szignifikáns eltéréseket jelölik ($P < 0,05$).

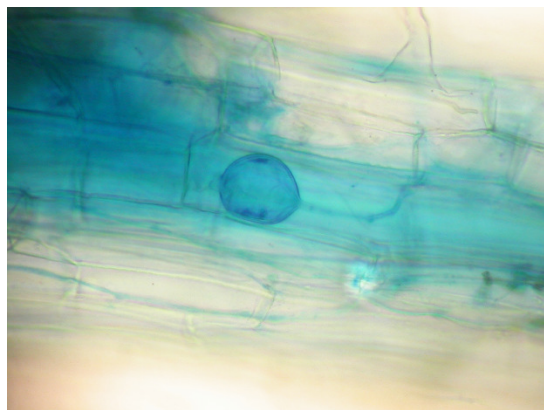
A *S. borysthénica* esetében mind a mikorrhizáltság gyakoriságában (F%), mind az intenzitásában (M%) megfigyelhető, hogy az inváziós állományban a mikorrhizáltság mértéke csökkent (15/A, B ábra). Ennél a fajnál az inváziós *C. dactylon* uralta gyeppben az F% szignifikánsan kisebb volt (69% a 97%-hoz képest), mint a természetközeli gyeppben, az M% pedig mind a természetközeli, mind a *C. epigeios* uralta gyepphez képest szignifikánsan kisebb értéket mutatott (6% a 38% és 29%-hez képest – 15/B ábra). A *S. borysthénica* gyökereiben egyik arbuszkulum mutatónál sem volt szignifikáns különbség a természetközeli és az előzőnlött állományok között, mivel már eleve nagyon kevés arbuszkulumot sikerült felfedezni a gyökereiben (0-7% - 16/A, B ábra). A vezikulum-tartalom esetében (6/D kép) az F% és az M%-hoz hasonló trendet lehetett megfigyelni. Ennél a két mutatónál (v% és V%) a *C. dactylon* által előzőnlött állományban a *S. borysthénica* szignifikánsan kevesebb vezikulummal rendelkezett (v%=2%, V%=0), mint akár a természetközeli, akár a *C. epigeios* dominálta állományban, utóbbi kettőnél pedig nem volt kimutatható különbség (17/A, B ábra). A mikorrhizáltsági mutatók átlagait és standard hibáit (SEM) a függelék F.1-2. táblázata tartalmazza.



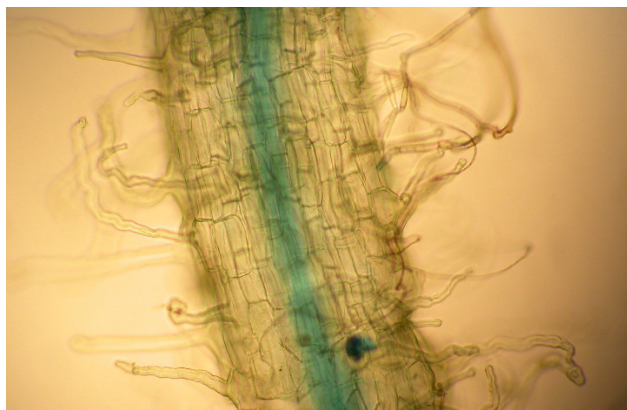
16. ábra. A *F. vaginata* és a *S. borysthena* arbuszkuláris mikorrhiza-kolonizáltsága különböző inváziós állapotú gyepállományokban. **A)** a kolonizált gyökér-régió arbuszkulum-tartalma (a%), **B)** a teljes gyökér arbuszkulum-tartalma (A%). A hibasávok az átlagok standard hibáját, a különböző kis, ill. nagy betűk a szignifikáns eltéréseket jelölik (P<0,05).



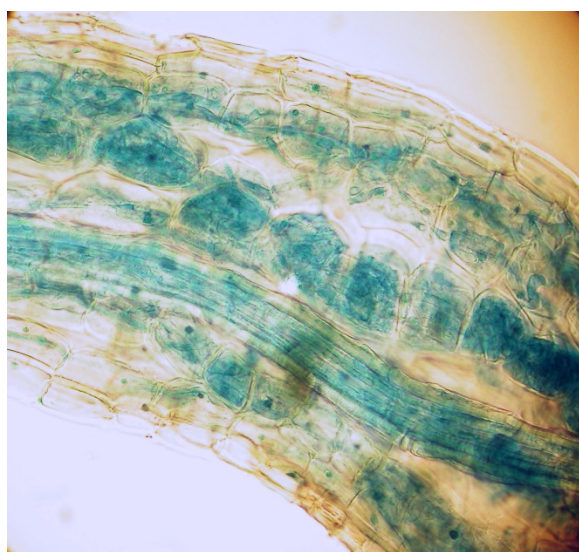
17. ábra. A *F. vaginata* és a *S. borysthena* arbuszkuláris mikorrhiza-kolonizáltsága különböző inváziós állapotú gyepállományokban. **A)** a kolonizált gyökér-régió vezikulum-tartalma (v%), **B)** a teljes gyökér vezikulum-tartalma (V%). A hibasávok az átlagok standard hibáját, a különböző kis, ill. nagy betűk a szignifikáns eltéréseket jelölik (P<0,05).



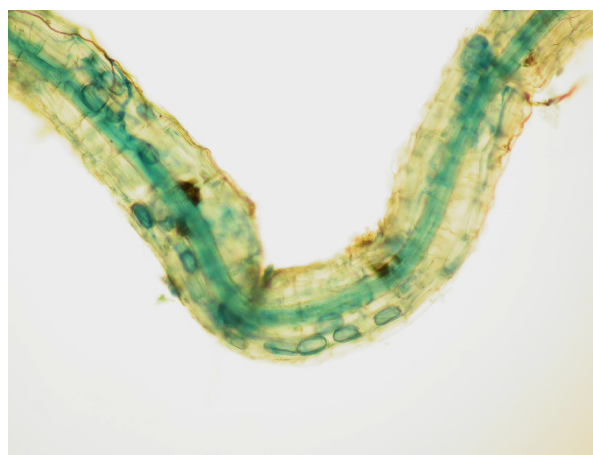
A



B



C



D

6. kép. Vezikulum a *C. epigeios* gyökerében, A (200x); mikorrhizamentes gyökérrészlet, *C. dactylon*, B (100x); arbuszkulumok *F. vaginata* gyökerében, C (200x); vezikulumok *S. borysthena* gyökerében, D (40x). Anilinkék festés, saját felvételek.

III.3. Eredmények értékelése

Az első kérdés (H II/1) során azt vizsgáltam, hogy vajon az inváziós fajok nagyobb mértékű mikorrhizáltságot mutatnak-e a nem inváziós fajokhoz képest. A két vizsgált inváziós faj gyökereinek vezikuláris-arbuszkuláris mikorrhiza-kolonizáltsága alacsonyabb volt, mint a nem-inváziós őshonos fajoké. Ez alátámasztja a felállított hipotézist, és e fajok esetében azt a feltételezést látszik megerősíteni, hogy az inváziós fajok nagyobb valószínűséggel kerülnek ki a mikorrhiza-kapcsolatot nem képező, illetve erre a kapcsolatra kevésbé ráutalt, ún. fakultatívan mikorrhizált növények közül (Pringle *et al.* 2009 első hipotézise). Különösen figyelemre érdemes az inváziós növények gyökereinek alacsony arbuszkulum-tartalma ($\leq 10\%$). A

mikorrhizáltság gyakoriságának 100% körüli értéke azt mutatja, hogy még a vizsgált inváziós fajok is képesek mikorrhiza-kapcsolatot létesíteni új élőhelyükön, amely nem meglepő, ha a vezikuláris-arbuszkuláris mikorrhiza alacsony fajspecifitását figyelembe vesszük. Említésre érdemes azonban, hogy a specificitás hiánya ellenére a gomba-növény együttműködésnek mértéke eltérő lehet különböző gombapartnerek esetén (van der Heijden *et al.* 1998). Az alacsony kolonizáltság eredménye lehet, hogy az élőhelyen megtalálható mikorrhiza gomba közösség és az inváziós fajok közötti tápanyagtranszfer mértéke nem jelentős, bár ezt nem vizsgálta ez a tanulmány. A C₃-as és a C₄-es fűfajok eredményei hasonlóak voltak annak ellenére, hogy fenológiájuk és élőhely preferenciájuk igen eltérő (Kalapos 1991). Egy külföldi vizsgálatban az inváziós *Cenchrus biflorus*, az őshonos fajokkal ellentétben, nem létesített mikorrhiza-kapcsolatot egy Dél-Amerikai szavannán (van der Putten *et al.* 2007). Egy korábbi hazai kutatás széleskörűen felmérte a kiskunsági homoki gyepek fajainak mikorrhizáltságát (Kovács & Szigetvári 2002) és kimutatta, hogy az őshonos gyepalkotó fűfajok, mint például a *Festuca vaginata* és a *Stipa capillata*, erősen mikorrhizáltak voltak. Az inváziós vagy idegenhonos fajok viszont (pl. *Cenchrus incertus*, *Tragus racemosus*) nem, vagy alig létesítettek mikorrhiza-kapcsolatot, a *C. dactylon* kivételével, amely a többi inváziós/idegenhonos fajhoz képest nagyobb mértékű kolonizáltságot mutatott. Ugyanebben a gyeptípusban mi is hasonló értékeket kaptunk a *C. dactylon* mikorrhizáltságára 2005-ben, de 2006-ban ugyanezen faj kevésbé mikorrhizáltnak bizonyult. A mikorrhizáltság mértéke a többi faj esetében, kisebb eltérésekkel, Kovács & Szigetvári (2002) eredményeihez hasonló képet mutatott. Az eltéréseket sok tényező magyarázhatja, például a mikorrhizáltság mértékének meghatározása is. Bár az ebben a dolgozatban leírt módszer lényegesen nem különbözik a Kovács & Szigetvári (2002) által használttól, mindkettő a gyökérszakaszokban lévő mikorrhiza-képletek mennyiségének fénymikroszkópos becslésén alapszik, így nem lehet olyan pontos, mint a gomba-képletek kvantitatív meghatározására épülő módszerek. Előnye ugyanakkor, hogy nagy mennyiségű mintát lehet elemezni ezzel a módszerrel. Továbbá a kolonizáltság mértéke évszakos változást is mutathat, mint ahogy azt több, hazai és külföldi vizsgálat is kimutatta (Busby *et al.* 2012a, Lugo *et al.* 2003, Füzy *et al.* 2014) és évről évre is lehetnek eltérések, ahogy azt ebben a vizsgálatban megfigyeltük a *C. dactylon* esetében.

A *C. epigeios* kolonizáltságának mértékében (a mikorrhizáltság intenzitásában és az arbuszkulum-tartalomban) jelentős eltérés mutatkozott a két vizsgálat között. Az első vizsgálat *C. epigeios* mintáit zárt löszgyepből gyűjtöttük, míg a második vizsgálatban nyílt homokpusztagyepből. A zárt löszgyepek talaja általában humuszban és tápanyagokban gazdag, míg a homoki gyepeké tápanyagokban rendkívül szegény (Kovács-Láng 1970, Molnár *et al.*

2012). A *C. epigeios* esetében, a tápanyagokban szegény nyílt homoki gyepekben mért nagyobb mértékű mikorrhiza-kolonizáltság arra utalhat, hogy a siskanád ezekben a társulásokban nagyobb mértékben támaszkodik a mikorrhiza-kapcsolatban részt vevő gombafonalak felszívó képességére, mint a tápanyagban gazdag löszgyepekben. Mindazonáltal további vizsgálatokra volna szükség, hogy a két élőhelyen a mikorrhizáltságban mért különbségek hátterét pontosan megértsük.

A második vizsgálatban arra kerestem a választ (H II/2), hogy a nem-inváziós, őshonos fajok eltérő mértékben mikorrhizáltak-e az inváziós növények által előzőlött gyepekben az inváziós növényektől mentes, természetközeli gyeppálmányokhoz képest. Ennek felderítésére összehasonlítottam két, őshonos, a homoki gyepekben specialista fűfaj (*Festuca vaginata* és *Stipa borysthénica*) mikorrhizáltságának mértékét inváziós növényektől mentes, természetközeli gyepekben és olyan állományokban, amelyeket vagy a szintén őshonos, de lokális térfoglaló *C. epigeios* dominált, vagy az inváziós *C. dactylon*. Habár mindkét inváziós kategóriába sorolt fűfaj képez vezikuláris-arbuszkuláris mikorrhiza-kapcsolatot a vizsgálat helyéül szolgáló kiskunsági homoki gyepekben (Kovács & Szigetvári 2002), az inváziós fajok tömegessé válásukkal képesek megváltoztatni az élőhelyek eredeti mikorrhiza-közösségét (Mummey *et al.* 2005, Wolfe & Klironomos 2005, Hawkes *et al.* 2006), és ezzel képesek befolyásolni a gomba-növény kapcsolatokat az őshonos fajok esetében is. Egyre több bizonyíték kerül napvilágra arról, hogy az arbuszkuláris mikorrhiza-szimbiózis sokkal inkább gazdaspecifikus, mint korábban gondolták, legalábbis a különböző gombapartnerrel alkotott kapcsolat hatékonyságát illetően, melyet a növény válaszreakcióival (pl. növekedés mértéke) szoktak vizsgálni (van der Heijden 1998, Klironomos 2000, 2003, Bever 2002a, Bray *et al.* 2003, Fitter 2005). Számos szerző megmutatta, hogy a mikorrhiza-kapcsolat segítheti az inváziós fajok tömegessé válását új élőhelyükön (ld. pl. Roberts & Anderson 2001, Bever 2002b, Mummey *et al.* 2005). Az eredmények a vizsgált fűfajoknál azonban azt a hipotézist támasztják alá mely szerint az inváziós fajok tömegessé válása csökkenti nem-inváziós fajok mikorrhizáltságát. Mikorrhiza-kolonizáltságuk mértéke mindkét vizsgált nem-inváziós fűfajnál a természetközeli állományokban volt a legnagyobb, a *C. dactylon* uralta állományokban a legkisebb, míg a *C. epigeios* dominálta gyepekben közbenső értéket mutatott. Az arbuszkulum-tartalom a *F. vaginata* esetében ehhez hasonló képet mutatott, míg a *S. borysthénica* esetében a vezikulum-tartalom volt jelentősen alacsonyabb a *C. dactylon* dominálta gyepekben a természetközelihez képest. Stinson *et al.* (2006), Zhang *et al.* (2007), Meinhardt & Gehring (2012) szintén azt találták, hogy az őshonos fajok mikorrhizáltsága kisebb mértékű inváziós növények közelében. Eredményeink egyik lehetséges magyarázata az ún. lerontott mutualizmus

hipotézis, amit a Bever *et al.* (2010) javasolta modell úgy magyaráz, hogy a dominánssá váló inváziós növényfajok gátolják az őshonos növényközösség meglévő gombapartnereit. A mi vizsgálatunkból nem derül ki egyértelműen, hogy a megfigyelt jelenségek hátterében milyen mechanizmusok állnak. Vogelsang *et al.* (2004) vetette fel, hogy a kevésbé mikorrhiza-függő gyomjellegű növényfajok kevesebbet áldoznak erőforrásaikból a mikorrhiza-kapcsolat fenntartására, így az eredeti vegetáció tagjává váló idegenhonos fajok idővel elszegényítik a talaj eredeti mikorrhiza-gomba közösségét még akkor is, ha nem termelnek a gombákat közvetlenül gátló allelopatikumokat.

További kutatások szükségesek annak felderítésére, hogy vajon a jelen vizsgálatban megfigyelt hatást az inváziós növények közvetlenül idézik-e elő (pl. allelopátiával), vagy csak közvetve, az eredeti mikorrhizaképző gombaközösség denzitásának csökkentésével, hasonlóan a Vogelsang & Bever (2009) által találtakhoz, vagy esetleg a meglévő gombaközösség megváltoztatásával.

IV. 3. ESETTANULMÁNY

Talajszárazodásra adott növényi válaszok mikorrhiza-kapcsolattal és anélkül inváziós és nem inváziós fűveknél

Több kutatási program kimutatta, hogy az arbuszkuláris mikorrhiza enyhíteni képes különböző abiotikus stresszhatásokat, mint például a magas sókoncentráció (Evelin *et al.* 2009), nehézfémek (Hildebrandt *et al.* 2007), talajtömörülés (Miransari *et al.* 2008) és szárazságstressz (Al-Karaki *et al.* 2004, Kristek *et al.* 2005, Wu & Xia 2006, Doubková *et al.* 2013). Az arbuszkuláris mikorrhiza-asszociáció számos mechanizmussal enyhíti a szárazság okozta stresszt. Az AM kapcsolt gyökerek vékonyabbá, hosszabbá, gazdagabban elágazóvá válnak és így hatékonyabb vízfelvételt tesznek lehetővé. A talajban az AM kiválasztotta glükoproteinek (pl. glomalin) stabilizálják és morzsalékosabbá teszik a talajstruktúrát, ami nagyobb vízmegtartó-képességhez vezet. A gyökerekben akkumulálódó több ozmótikusan aktív anyag hatékonyabbá teszi a száradó talajból a vízfelvételt. A hajtásban emelkedik a növényi antioxidánsok mennyisége, így eredményesebb a védekezés a fotoszintetikus apparátus fénykárosodása ellen. Az AM támogatására fordított asszimilátum mennyiség – a végtermékgátlás mérséklése révén – fokozza az anyagcsere intenzitását, ami a talaj víz- és ásványi tápanyag készletének nagyobb mértékű kiaknázását teszi lehetővé (Augé 2001, Rapparini & Peñuelas 2014). A *Knautia arvensis* esetében például Doubková *et al.* (2013) kimutatta, hogy szárazságstressz esetében a mikorrhiza-asszociált növények kedvezőbb vízállapottal rendelkeznek, mint a mikorrhizától mentes hajtások. Viszont bizonyos mértékű vízhiány után már a mikorrhiza sem tudta enyhíteni a stressz hatását. Zhu *et al.* (2012) pedig több, a növény anyagcseréjének hatékonyságát jelző mutató esetében (pl. víztartalom, sztómakonduktancia, fotoszintézis hatékonysága) kedvezőbb értékeket mért mikorrhizás gyökerű növényeknél, mint sterileknél. Jayne & Quigley (2013) egy 54 kutatást átfogó meta-analízissel kimutatta, hogy vízhiányos környezetben a mikorrhizával rendelkező növények gyorsabban nőnek és nagyobb méretűek lesznek, mint a nem mikorrhizált növények, és az évelő lágyszárú fajoknál ez a hatás erősebb volt, mint az egyéves, ill. fásszárú növényeknél. Az inváziós növények bevezetőben ismertetett és az arbuszkuláris mikorrhiza-kapcsolat itt felsorolt tulajdonságai alapján a következő kérdésekre kerestem a választ ebben az esettanulmányban:

1. Eltérő-e a talaj sterilizálására, valamint a szárazságkezelésre adott válasza a honos inváziós, a lokális térfoglaló és a nem terjedő őshonos fajoknak?

2. Befolyásolja-e a mikorrhiza-kapcsolat hiánya a szárazságstresszre adott növényi választ a honos inváziós, a lokális térfoglaló és a nem-inváziós őshonos növényfajoknál?

A hipotézisek tesztelésére két honos inváziós, egy lokális térfoglaló és két nem-inváziós őshonos fűfaj esetében vizsgáltam a kísérletes szárazságkezelésre adott növényi válaszokat termőhelyi intakt és sterilizált talajon növényházi környezetben. Azért választottam pázsitfűfajokat, mert domináns alkotói a gyepeknek, általában erősen mikorrhizáltak és számos inváziós faj tartozik a családba (Holm *et al.* 1977, Wang & Qiu 2006).

IV.1. Anyag és módszer

IV.1.1. A vizsgált fajok bemutatása

Öt élő pázsitfűfajt (Poaceae) választottam ehhez a vizsgálathoz, melyeket inváziós képességük alapján három kategóriába tartoznak. Természetes fajok, melyek bolygatásmentes élőhelyekre jellemzőek (nem inváziós növények); természetes fajok, melyek az élőhely bolygatásának hatására tömegessé válnak (lokális térfoglalók); és honos inváziós fajok, melyek bolygatás hatására olyan élőhelyeket is előzönlének, ahol eredetileg nem fordultak elő. A pázsitfűfélék családjában a két jellemző fotoszintézis-típus képviselőjére a nem inváziós és az inváziós kategóriákban egy C₃-as és egy C₄-es fajt vizsgáltam (az egyetlen lokális térfoglaló fűfaj C₄-es volt, 3.1. táblázat). Hoeksema *et al.* (2010) számos esettanulmányt áttekintő meta-analízisében markánsabb növényi választ azonosított mikorrhiza-kolonizációra válaszul a C₄-es füveknél mint a C₃-asoknál. A fogtekercs (*Danthonia alpina*) az erdőssztyepp-zóna félszáraz löszgyepeinek domináns-szubdomináns gyepalkotó faja (Illyés & Bölöni 2007). A *D. alpina* dominálta gyepek ezen területek egyik legfajgazdagabb gyepállományai, széleslevelű egy-, és kétszikű fajokban gazdag, természetközeli társulások (Somodi *et al.* 2004). Az élesmosófű (*Chrysopogon gryllus*) szárazgyepek jellemző faja, az általa dominált gyepállományok szintén fajgazdagnak tekinthetők (Fekete *et al.* 1998, 2000, Somodi *et al.* 2004). Az erdőssztyepp zóna löszgyepeinek degradált állományai közé sorolhatók a siskanád és a fenyérfű (*Calamagrostis epigeios*, *Bothriochloa ischaemum*) tömegessé válásával kialakuló gyepek (Somodi *et al.* 2004). A siskanád egy agresszívan terjedő, rizómákkal rendelkező fűfaj, amely erdőirtásokban, felhagyott legelőkön és szárazgyepekben gyakran tömegessé válik, hosszú időre megállítva a szukcessziót (Prach & Pyšek 2001, Rebele & Lehmann 2001, Mihály & Demeter 2003, Illyés & Bölöni 2007, Somodi *et al.* 2008). A csillagpázsit (*Cynodon dactylon*) eredetileg Afrikából származó fűfaj, ma már világszerte elterjedt, agresszív gyom (Holm *et al.* 1977).

Magyarországon archeofitonként tartják számon (Terpó *et al.* 1999), elsősorban nyílt, meleg, erősen bolygatott gyepekben válik tömegessé (Zólyomi & Fekete 1994, Török *et al.* 2008). Arbuszkuláris mikorrhiza-kapcsolatot mutattak ki a siskanád (Rebele & Lehmann 2001, Rydlová & Vosátka 2001, Kovács & Szigetvári 2002), a csillagpázsit (Kovács & Szigetvári 2002, Lingfei *et al.* 2005), a fenyérfű (Kovács & Szigetvári 2002) és az élesmosófű (Endresz *et al.* 2013) esetében.

Fotoszintézis típusa	Inváziós	Lokális térfoglaló	Nem inváziós
C ₃	<i>Calamagrostis epigeios</i>	–	<i>Danthonia alpina</i>
C ₄	<i>Cynodon dactylon</i>	<i>Bothriochloa ischaemum</i>	<i>Chrysopogon gryllus</i>

6. táblázat. A 3. esettanulmányban vizsgált fajok

IV.1.2. A kísérlet menete

A kísérletben használt növényeket szemtermésükről (továbbiakban: magról) csíráztattam az ELTE növénynevelőjében. A magokat 2007 június és szeptember között a Bükk lábánál található Tard község közelében lévő löszgyepekben gyűjtöttem és a kísérlet kezdetéig, 2008 februárig szobahőmérsékleten papírzacskókban tároltam. A magok felületét csíráztatás előtt 10 percig 5%-os nátrium hipoklorit (NaOCl) oldatban sterilizáltam, ioncserélt vízzel lemostam és hősterilizált homokot tartalmazó petri-csészékbe tettem. A csírázás elősegítése érdekében a C₄-es növények magjait 1 hétig, a C₃-asokét 2 hétig 5 °C-os hőmérsékleten tartottam, majd hőingadozós kezelésnek tettem ki, így biztosítva, hogy a magok minél nagyobb része induljon csírázásnak (Mojzes & Kalapos 2004). Ennek során a magokat tartalmazó petri-csészéket 8 órán keresztül 30°C-on, 16 órán keresztül 20 °C-on tartottam 1-1 hétig, így imitálva a szárazgyepek napi hőingadozását. Az 1,5 l térfogatú műanyag cserepekbe a szemtermések gyűjtési helyéről származó, növényi maradványoktól megtisztított talaj és hősterilizált perlit 1:1 arányú keverékét raktam. Minden cserépbe 5, azonos fajba tartozó csíranövényt ültettem és 35-42 napig hagytam őket megerősödni, ekkor cserepenként egy növényre ritkítottam. A növényeket az ELTE Biológiai Intézet tetőtéri növényházában neveltem (7. kép), a tetősíklakon beáramló természetes fényt egy 1000 W-os halogén lámpa egészítette ki, amely naponta 12 órán keresztül világított. Felhőmentes napokon a fotoszintetikusan aktív foton fluxus denzitás (PPFD) a hajtások magasságában nyáron átlagosan 440-810 $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$, tavasszal pedig 150-440 $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ volt. A cserepek helyét a növénynevelő asztalon

kéthetente szisztematikusan módosítottam, hogy kiküszöböljem az esetleges egyenlőtlen fényeloszlás hatását a növények fejlődésére. A hőmérsékletet és a relatív légnedvességet egy HOBO Pro RH/Temp (Onset Computers Inc., Bourne, MA, USA) készülék óránkénti gyakorisággal folyamatosan mérte a kísérlet alatt. A levegő átlagos hőmérséklete 23.0 ± 4.0 °C volt, míg a relatív páratartalom 33 és 58% között mozgott. A növényeket rendszeresen, 3 naponta locsoltam és 3 hetente ásványi tápanyagokat is kaptak (0,5 ml Vitaflora cserepenként, melynek összetétele: 13% N, 4.5% P_2O_5 , 6.5% K_2O és mikrotápanyagok).

A kísérlettel az arbuszkuláris mikorrhiza és a vízhiány különböző invázióképességű növények növekedésére és fotoszintézisére kifejtett hatását vizsgáltam. A mikorrhiza hatásának tesztelésére a cserepek felébe terepről gyűjtött, átszitált talajt tettem, ami így tartalmazta az eredeti mikrobiótát a mikorrhiza-propagulumokkal együtt, míg a másik felébe a terepről begyűjtött talajt hősterilizáltam. A hősterilizálás (pasztörizálás) három egymást követő ciklusban történt. Egy ciklus során először a nedves talajt 6 órán keresztül 80 °C-on tartottam, majd 1 napig szobahőmérsékleten inkubáltam. Ezzel a módszerrel a mikorrhiza-spórábank kimerítésére törekedtem. A szárazságkezelést részleges vízmegvonással valósítottam meg: a cserepek egyik felénél a talajt folyamatosan nedvesen tartottam, a másik felénél ennek a vízmennyiségnek a harmadával öntöztem, de ugyanolyan gyakorisággal. A szárazságkezelés a csíranövények cserepekbe ültetésétől számított 42-45 nap elteltével kezdődött. A két hatás (mikorrhiza és szárazság) vizsgálata összesen 4 különböző kezelést eredményezett: 1) kontroll (sterilizálatlan talaj, nedvesen tartott talaj), 2) szárazságkezelte (sterilizálatlan talaj, kontrollhoz képest 1/3-ad mennyiségű öntözővíz), 3) sterilizált (sterilizált, de nedvesen tartott talaj) és 4) sterilizált + szárazságkezelte. A kontroll (1) és a sterilizált talajú (3) kezelés esetében fajonként 4 független ismétlés volt (4 cserép), míg a szárazságkezelte (2) és a sterilizált + szárazságkezelte (4) kezelések esetében 5 (5 cserép).



7. kép. A kísérleti elrendezés 2008 március (balra) és június (jobbra)

IV.1.3. A növények növekedését leíró változók

A csíranövények cserepekbe ültetésétől számított 132-140. napon történt a növények aratása, melynek során különválasztottam a növények részeit (levél, szár, gyökér). A gyökereket a talaj gondos lemosásával izoláltam. A gyökereket, leveleket és szárdarabokat súlyállandóságig szárítottam 75°C-on, majd megmértem a száraztömegüket. A szárítás előtt egy részmintán LI-COR LI-3000A levélterület mérő (LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska, USA, 0,1 cm² pontosság) segítségével megállapítottam a levelek területét, majd számítottam a fajlagos levélterületet. Az így kapott fajlagos levélterület értékekből és a teljes levélzet száraztömegéből számoltam ki a teljes levélzet területét. Ezekből az adatokból kiindulva a következő mutatókat határoztam meg: gyökérzet tömegaránya, szár tömegaránya, levélzet tömegaránya, száraztömegegységre jutó levélterület. Egy korlátozott növekedésanalízishez az ültetéstől számított 41-44. napon fajonként 4 növényt arattam le, megmértem a learatott növények levélzetének, gyökérzetének és hajtásának száraztömegét valamint a teljes levélterületet. Ezek kiindulási állapotként szolgáltak a növekedés-analízishez. A kísérlet végén aratott növényeken mért ugyanezen mutatók és a kiindulási értékek alapján számoltam ki a növények relatív növekedési ütemét.

IV.1.4. A levelek víztartalmát és durva szerkezetét leíró változók

A levelek durva szerkezetének jellemzésére a levélvastagságot (Leaf Thickness, LT, mm) és az átlagos szöveti sűrűséget (egységnyi levéltérfogat száraztömege [Leaf Density] LD, g/cm³) használtam. A levélvastagságot a levéllemez közepén, a főér és a levél széle között félúton mértem mechanikus vastagságmérő műszerrel (Dial Indicator and Magnetic Base, a division of Siechert and Wood, Inc. Pasadena, USA; 0,01 mm-es pontossággal). A szárazságkezelés hatásosságának ellenőrzésére a levelek relatív víztartalmát (Relative Water Content, RWC %) állapítottam meg. Ehhez reprezentatív részmintákon a kísérlet végén frissen aratott leveleknek megmértem a tömegét, majd kis mennyiségű vizet tartalmazó kémcsövekbe állítottam a leveleket 1 napig. Ez idő alatt a levélminták elérték maximális víztartalmukat, és megmértem a víztelített tömegüket. Végül 75°C-on súlyállandóságig szárítottam őket, majd mértem a száraz tömegüket. Ezekből az adatokból számoltam ki a relatív víztartalmat a következő képlet alapján: $RWC (\%) = [(W-DW) / (TW-DW)] \times 100$, ahol W a frissen aratott levelek tömege, TW a levelek víztelített tömege, és DW a levelek száraz tömege.

IV.1.5. A növények fotoszintézisét leíró változók

A növények fotoszintetikus aktivitásának meghatározására a kiültetéstől számított 103-107. nap között mértem a növények pillanatnyi gázcseréjét és klorofill fluoreszcencia mutatóit 4, ill. 5 ismétlésben ($n=4$, $n=5$). Egy-egy elemi mérés során egyszerre több levelet helyeztem a levélkamrába átfedés nélkül, de minden mért levelet csak egyszer mintáztam meg. A levél gázcseréjének ütemét területegységre vonatkoztattam, ahol a kamrába helyezett levéllemezek összterületét szélességük összegének és a levélkamra hosszúságának (mindig 2,5 cm) szorzataként számoltam ki. A mérés során a levélmintát $1000 \mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ áramlássűrűségű aktinikus fehér fénnel világítottam meg a gázcsere változók (nettó fotoszintézis üteme (P_n) és a gázcsere nyílások vízpára vezető képessége (sztómakonduktancia, g_s) egyensúlyi (steady state) értékének eléréséig (fotoszintetikus fényindukció). A gázcsere változók pillanatnyi értékeit a mérőműszer – von Caemmerer & Farquhar (1981) összefüggései alapján – a mérés időtartama alatt folyamatosan számította, és 30 s-onként automatikusan rögzítette. Egyensúlyinak (steady state) a legutolsó 20 egymást követő mért érték átlagát vettem (10 perces mérés) Horton & Neufeld (1998) módszerét alkalmazva, akik a maximális nettó fotoszintézis ütemét ($P_n \text{ max}$) határozták így meg. A méréseket egy differenciális nyílt rendszerű infravörös gázanalizátorral (ADC LCA-4 típus PLC4-B levélkamrával, Analitical Development Co., BioScientific Ltd., Hoddesdon, Anglia) végeztem. A mérés során az állandó környezetet a levélkamrában a mérőrendszer mikroklíma-szabályozó egysége (ADC LC4-LMC-002/B LMCCS, Analitical Development Co., BioScientific Ltd., Hoddesdon, Anglia) biztosította az alábbi beállítások szerint: 350 vpm külső (referencia) CO_2 koncentráció, 40%-os relatív páratartalom, 25 °C-os léghőmérséklet. A levélkamrában a levegő $250 \mu\text{mol s}^{-1}$ állandó sebességgel áramlott. A klorofill fluoreszcenciát ugyanazokon a leveleken mértem, közvetlenül a gázcsere mérések után. A leveleket $1000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -es aktinikus fehér fénnel inkubáltam, majd a következő klorofill indukciós paramétereket mértem (Maxwell & Johnson 2000 nyomán): PSII aktuális fotoszintetikus hatékonysága (ΦPSII); PSII antenna-hatékonyság (F_v'/F_m'); fotokémiai kioltás (qP); nem-fotokémiai kioltás (NPQ). Majd 15 perces sötétinkubáció után mértem a sötétinkubált fluoreszcencia változókat (F_0 , F_m , F_v) és kiszámoltam a PSII maximális fotokémiai hatékonyságát (F_v/F_m). A klorofill fluoreszcencia indukciós méréseket a egy Hansatech Fluorescence Monitoring System FMS2 típusú hordozható mérőműszerrel (Hansatech Instruments Ltd., Norfolk, Anglia) végeztem.

IV.1.6. A növények mikorrhiza-kolonizáltságát leíró változók

A talajsterilizálás eredményességének megállapítására a kísérlet végén minden cserépből gyökérmintát vettem és a II.1.10. fejezetben részletesen leírt módszerrel (Philips & Hayman 1970, Grace & Stribley 1991) festettem meg a mikorrhiza-képleteket, megbecsültem a kolonizáltság mértékét és kiszámoltam a mikorrhizáltsági változókat.

IV.1.7. Alkalmazott statisztikai módszerek

A növények teljesítményének minden mutatóját kétszemponos varianciaanalízissel (ANOVA) vizsgáltam, ahol az egyik hatás a talajsterilizálás, a másik pedig a szárazságkezelés volt. Az átlagok összehasonlítására Sidak post tesztet alkalmaztam. A két hatást, interakciójukat és az átlagok különbözőségét minden esetben $P < 0,05$ esetében tekintettem szignifikánsnak. A statisztikai próbák elvégzésére a GraphPad Prism 6.0 programot használtam (Graphpad Software, La Jolla, CA).

IV.2. Eredmények

IV.2.1. Növekedésanalízis, biomassza és levélszerkezet

A szárazságkezelés és a talajsterilizálás hatását az 5 faj biomassza mutatóira, biomassza allokációjára, levélterületére és növekedési ütemére a függelék F.3-7. táblázatai foglalják össze. A kezelések külön-külön, és együttesen is csökkentették a vizsgált növények biomasszáját, de a különböző fajok nem egyformán reagáltak a kezelésekre. A nem inváziós fajoknál a levélzet, a szár és a teljes növénytömeg hasonlóan (*D. alpina*), ill. nagyobb mértékben (*Ch. gryllus*) reagált (csökkent) a talaj sterilizálására, mint a szárazságkezelésre (30% ill. 77% – 7-8. táblázat). A szárazságkezelés hatására a gyökerek tömege is csökkent, de a talaj sterilizálásának a nem inváziós fajok közül csak a *Ch. gryllus* gyökerére volt hatása, 39%-al csökkentve azt. A szárazságkezelt és sterilizált talajban fejlődő növények biomasszája a szárazságkezelt, de eredeti talajban növekvő 27-33%-a volt, kivéve a *D. alpina* gyökérzetének és teljes növényének tömege esetében. Az inváziós fajok kezelésekre adott válasza eltérő volt. A növények biomasszája és annak összetevői a szárazságkezelés hatására csökkentek, de a sterilizálásra a legtöbb változó nem reagált (*C. epigeios*), néhány értéke pedig nőtt is (a *C. dactylon* gyökerének tömege és ennek hatására teljes biomasszája – 9-10. táblázat). A két hatás együttesének alkalmazása során – szárazságkezelés sterilizált talajon – a biomassza-allokáció nem volt kisebb (a csillagpázsit gyökérzete esetében még nagyobb is volt), az eredeti talajon növekvő

növényeken megfigyeltnél. Az inváziós és a nem inváziós fajok között átmeneti státuszú lokális térfoglaló *B. ischaemum* kevert választ mutatott a két kezelésre (11. táblázat). Az eredeti talajon nevelt növények a szárazságkezelésre nem reagáltak, ami leginkább a *Ch. gryllus*-hoz hasonlított. A sterilizálás hatására ezzel szemben inkább a *C. dactylon*-nál megfigyelteket tapasztalhattuk, gyökerének tömege jelentősen nőtt (majdnem duplájára), így teljes biomasszája is nagyobb volt a sterilizált talajú cserepekben. A két kezelés együttes alkalmazása során a gyökereibe történő biomassza allokáció kisebb volt, mint az eredeti talajban lévő gyökerek szárazságkezelése esetében. A nem inváziós *D. alpina* és *Ch. gryllus* relatív növekedési üteme (RGR) fokozódó mértékben esett vissza a szárazság, a steril talaj és a kettő együttesének hatására a kontrollhoz képest (7-8. táblázat). A két inváziós fű esetében a sterilizált talaj önmagában nem csökkentette a növekedési ütemet (a *C. dactylon* esetében még növelte is – 9-10. táblázat), míg a nem inváziós *D. alpina* és *Ch. gryllus* növekedési ütemét a sterilizálás mind az öntözött, mind a szárazságkezelte cserepekben csökkentette. A *B. ischaemum* relatív növekedési üteme mindkét hatás tekintetében a *C. dactylon*-éhoz hasonlított: a kontrollhoz képest a sterilizálás hatására nőtt, azonban a szárazságkezelés csak sterilizált talajon fejtette ki a hatását, az eredeti talajú cserepekben nem (11. táblázat).

A különböző növényi részek közötti biomassza-allokáció arányait tekintve a kezeléseknek kisebb hatásuk volt. Sterilizált talajban a *D. alpina* és a *C. dactylon* az öntözés mértékétől függetlenül nagyobb arányban allokált a gyökereibe (RWR) és kisebb arányban a szárba (StWR) és a levelekbe (LWR) (7., 10. táblázat). A *Ch. gryllus* hajtásának tömegaránya (SWR) a talajsterilizálás hatására a gyökérhez képest szignifikánsan csökkent az öntözött cserepekben (8. táblázat). Ez a gyökérallokáció kismértékű, de nem szignifikáns növekedésének és ezzel párhuzamosan a levél és a szár tömegarány kismértékű, de nem szignifikáns csökkenésének tudható be. A *C. epigeios* gyökérzetének tömegaránya a szárazságkezelés hatására a sterilizált talajban nőtt, leveleinek tömegaránya pedig mind az eredeti, mind a sterilizált talajban szárazságkezelés hatására csökkent (9. táblázat). Ezek a különbségek azonban csak kismértékűek, 11-17%-osak voltak. A szárazságkezelés hatására a *D. alpina* RWR-e csökkent, az StWR és az LWR nőtt, míg a *C. epigeios* LWR-e csökkent. A nem inváziós *D. alpina* és *Ch. gryllus* teljes levélterülete (LA) sterilizált talajon a kontrollhoz képest nagyobb mértékben csökkent, mint a két inváziós fajé (56-83%, ill. 36-43%), és ez leginkább a két kezelés együttes alkalmazásakor mutatkozott (bár a *Ch. gryllus* esetében a talajsterilizálás önmagában elég volt a legerősebb válasz kiváltására – 7-8. táblázat). Az inváziós *C. epigeios* és *C. dactylon* esetében a szárazságkezelte növények levélzetének területe hasonló volt, függetlenül a talaj minőségétől (eredeti vagy sterilizált – 9-10. táblázat). A talaj

sterilizálása mind az öntözött, mind a szárazságkezelt növényeknél alacsonyabb száraztömegegységre jutó levélfelületet (LAR) eredményezett a *D. alpina*, a *C. epigeios* és a *C. dactylon* esetében, de a *Ch. gryllus*-nál csak az öntözött növényeknél. A *C. epigeios* esetében a szárazságkezelés már önmagában csökkentette a LAR-t, a sterilizáláshoz hasonló mértékben (9. táblázat). A lokális térfoglaló *B. ischaemum* gyökérzetének tömegaránya a két kezelés együttes alkalmazása során csökkent, hajtásának tömegaránya nőtt, a két kezelés külön-külön nem volt hatással a biotomassza-allokációra (11. táblázat), ez egyedülálló volt az összes vizsgált faj között. A levelek tömegaránya egyik kezelés hatására sem változott a kontrollhoz képest.

<i>D. alpina</i>	Talaj	Öntözött	Szárazságkezelt
Teljes növény tömege (g)	Eredeti	4,04±0,28 ^a	2,05±0,11 ^b
	Sterilizált	* 2,81±0,5 ^A	1,29±0,1 ^B
Gyökér tömege (g)	Eredeti	1,98±0,19 ^a	0,72±0,1 ^b
	Sterilizált	1,84±0,324 ^A	0,86±0,05 ^B
Szár tömege (g)	Eredeti	0,45±0,05 ^a	0,33±0,04 ^a
	Sterilizált	* 0,21±0,04 ^A	* 0,11±0,03 ^A
Levél tömege (g)	Eredeti	1,61±0,17 ^a	0,99±0,07 ^b
	Sterilizált	* 0,76±0,15 ^A	* 0,32±0,04 ^B
Hajtás tömege (g)	Eredeti	2,06±0,21 ^a	1,32±0,1 ^b
	Sterilizált	* 0,97±0,2 ^A	* 0,43±0,06 ^B
RWR	Eredeti	0,49±0,04 ^a	0,35±0,04 ^b
	Sterilizált	* 0,65±0,02 ^A	* 0,67±0,03 ^A
SWR	Eredeti	0,51±0,04 ^a	0,65±0,04 ^b
	Sterilizált	* 0,35±0,02 ^A	* 0,33±0,03 ^A
StWR	Eredeti	0,11±0,01 ^a	0,16±0,02 ^b
	Sterilizált	0,08±0,01 ^A	* 0,08±0,02 ^A
LWR	Eredeti	0,4±0,03 ^a	0,48±0,02 ^b
	Sterilizált	* 0,27±0,02 ^A	* 0,25±0,02 ^A
LA (m ²)	Eredeti	0,032±0,003 ^a	0,019±0,001 ^b
	Sterilizált	* 0,014±0,003 ^A	* 0,006±0,001 ^B
LAR (m ² /kg)	Eredeti	7,96±0,62 ^a	9,27±0,45 ^a
	Sterilizált	* 4,99±0,25 ^A	* 4,33±0,34 ^A
RGR	Eredeti	2,48±0,17 ^a	1,26±0,07 ^b
	Sterilizált	* 0,81±0,14 ^A	* 0,37±0,03 ^B

7. táblázat. A *Danthonia alpina* biotomasszáját, biotomassza-allokációját, levélterületét és növekedési ütemét leíró változók átlagai és standard hibái. Rövidítések: RWR – gyökérzet tömegaránya, SWR – hajtás tömegaránya, StWR – szár tömegaránya, LWR – levelek tömegaránya, LA – levélterület, LAR – száraztömegegységre jutó levélfelület, RGR – relatív növekedési ütem. Az öntözött és szárazságkezelt növények közötti szignifikáns különbséget – a két talajtípus esetében külön-külön – eltérő betűk, az eredeti és sterilizált talajon nőtt növények közötti szignifikáns különbséget – a kétféle öntözés esetében külön-külön – pedig csillag jelölik. Sidak post teszt, $P < 0,05$.

<i>Ch. gryllus</i>	Talaj	Öntözött	Szárazságkezelt
Teljes növény tömege (g)	Eredeti	6,32±0,58 ^a	4,09±0,36 ^b
	Sterilizált	* 2,24±0,8 ^A	* 1,33±0,71 ^A
Gyökér tömege (g)	Eredeti	3,62±0,53 ^a	2,2±0,4 ^a
	Sterilizált	* 1,59±0,52 ^A	* 0,59±0,27 ^A
Szár tömege (g)	Eredeti	1, 24±0,08 ^a	0,98±0,15 ^a
	Sterilizált	* 0,28±0,14 ^A	* 0,26±0,16 ^A
Levél tömege (g)	Eredeti	1, 46±0,08 ^a	0,9±0,09 ^b
	Sterilizált	* 0,37±0,14 ^A	* 0,24±0,13 ^A
Hajtás tömege (g)	Eredeti	2,7±0,1 ^a	1,88±0,24 ^a
	Sterilizált	* 0,64±0,28 ^A	* 0,5±0,29 ^A
RWR	Eredeti	0,56±0,03 ^a	0,53±0,07 ^a
	Sterilizált	0,75±0,04 ^A	0,6±0,08 ^A
SWR	Eredeti	0,44±0,03 ^a	0,47±0,07 ^a
	Sterilizált	* 0,25±0,04 ^A	0,32±0,03 ^A
StWR	Eredeti	0,2±0,01 ^a	0,25±0,04 ^a
	Sterilizált	0,09±0,03 ^A	* 0,13±0,03 ^A
LWR	Eredeti	0,24±0,03 ^a	0,23±0,03 ^a
	Sterilizált	0,16±0,01 ^A	0,19±0,03 ^A
LA (m ²)	Eredeti	0,042±0,002 ^a	0,023±0,002 ^b
	Sterilizált	* 0,007±0,003 ^A	* 0,006±0,003 ^A
LAR (m ² /kg)	Eredeti	6,91±0,75 ^a	5,91±0,75 ^a
	Sterilizált	* 3,19±0,15 ^A	4,9±0,64 ^A
RGR	Eredeti	2,45±0,22 ^a	1,59±0,14 ^b
	Sterilizált	* 0,86±0,31 ^A	* 0,51±0,28 ^A

8. táblázat. A *Chrysopogon gryllus* biomasszáját, biomassza-allokációját, levélterületét és növekedési ütemét leíró változók átlagai és standard hibái. Rövidítések a 7. táblázatnak megfelelően. Az öntözött és szárazságkezelt növények közötti szignifikáns különbséget – a két talajtípus esetében külön-külön – eltérő betűk, az eredeti és sterilizált talajon nőtt növények közötti szignifikáns különbséget – a kétféle öntözés esetében külön-külön – pedig csillag jelölik. Sidak post teszt, $P < 0,05$.

<i>C. epigeios</i>	Talaj	Öntözött	Szárazságkezelt
Teljes növény tömege (g)	Eredeti	8,05±0,49 ^a	4,78±0,55 ^b
	Sterilizált	6,3±0,84 ^A	4,41±0,56 ^A
Gyökér tömege (g)	Eredeti	5,23±0,42 ^a	3,27±0,48 ^b
	Sterilizált	3,91±0,64 ^A	3,05±0,43 ^A
Szár tömege (g)	Eredeti	0,7±0,06 ^a	0,46±0,05 ^b
	Sterilizált	0,59±0,03 ^A	0,34±0,05 ^B
Levél tömege (g)	Eredeti	2,12±0,1 ^a	1,06±0,08 ^b
	Sterilizált	1,79±0,20 ^A	1,02±0,12 ^B
Hajtás tömege (g)	Eredeti	2,82±0,08 ^a	1,51±0,09 ^b
	Sterilizált	2,38±0,22 ^A	1,36±0,16 ^B
RWR	Eredeti	0,65±0,01 ^a	0,67±0,03 ^a
	Sterilizált	0,62±0,02 ^A	0,69±0,02 ^B
SWR	Eredeti	0,35±0,01 ^a	0,33±0,03 ^a
	Sterilizált	0,38±0,02 ^A	0,31±0,02 ^B
StWR	Eredeti	0,09±0,01 ^a	0,10±0,02 ^a
	Sterilizált	0,1±0,01 ^A	0,08±0,01 ^A
LWR	Eredeti	0,26±0,01 ^a	0,23±0,01 ^b
	Sterilizált	0,29±0,01 ^A	0,24±0,01 ^B
LA (m ²)	Eredeti	0,059±0,003 ^a	0,025±0,002 ^b
	Sterilizált	* 0,038±0,004 ^A	0,024±0,003 ^B
LAR (m ² /kg)	Eredeti	7,32±0,14 ^a	5,42±0,24 ^b
	Sterilizált	* 6,08±0,22 ^A	5,48±0,23 ^A
RGR	Eredeti	5,26±0,32 ^a	3,13±0,36 ^b
	Sterilizált	4,12±0,55 ^A	2,88±0,37 ^A

9. táblázat. A *Calamagrostis epigeios* biomasszáját, biomassza-allokációját, levélterületét és növekedési ütemét leíró változók átlagai és standard hibái. Rövidítések a 7. táblázatnak megfelelően. Az öntözött és szárazságkezelt növények közötti szignifikáns különbséget – a két talajtípus esetében külön-külön – eltérő betűk, az eredeti és sterilizált talajon nőtt növények közötti szignifikáns különbséget – a kétféle öntözés esetében külön-külön – pedig csillag jelölik. Sidak post teszt, P<0,05.

<i>C. dactylon</i>	Talaj	Öntözött	Szárazságkezelt
Teljes növény tömege (g)	Eredeti	6,59±0,66 ^a	3,44±0,52 ^b
	Sterilizált	* 8,85±0,77 ^A	4,7±0,47 ^B
Gyökér tömege (g)	Eredeti	2,88±0,52 ^a	1,31±0,18 ^b
	Sterilizált	* 5,88±0,64 ^A	* 2,84±0,24 ^B
Szár tömege (g)	Eredeti	2,6±0,36 ^a	1,53±0,26 ^b
	Sterilizált	2,17±0,22 ^A	1,37±0,27 ^A
Levél tömege (g)	Eredeti	1,11±0,15 ^a	0,61±0,08 ^b
	Sterilizált	0,8±0,03 ^A	0,5±0,05 ^A
Hajtás tömege (g)	Eredeti	3,71±0,32 ^a	2,14±0,34 ^b
	Sterilizált	2,97±0,22 ^A	1,86±0,3 ^B
RWR	Eredeti	0,43±0,05 ^a	0,38±0,01 ^a
	Sterilizált	* 0,67±0,02 ^A	* 0,61±0,03 ^A
SWR	Eredeti	0,57±0,05 ^a	0,62±0,01 ^a
	Sterilizált	* 0,34±0,02 ^A	* 0,39±0,03 ^A
StWR	Eredeti	0,4±0,04 ^a	0,44±0,01 ^a
	Sterilizált	* 0,25±0,02 ^A	* 0,28±0,03 ^A
LWR	Eredeti	0,18±0,03 ^a	0,18±0,01 ^a
	Sterilizált	* 0,09±0,01 ^A	* 0,11±0,01 ^A
LA (m ²)	Eredeti	0,042±0,006 ^a	0,021±0,003 ^b
	Sterilizált	* 0,024±0,001 ^A	0,013±0,001 ^A
LAR (m ² /kg)	Eredeti	6,73±1,29 ^a	6,16±0,41 ^a
	Sterilizált	* 2,75±0,18 ^A	* 2,9±0,37 ^A
RGR	Eredeti	3,11±0,31 ^a	1,62±0,24 ^b
	Sterilizált	* 4,17±0,36 ^A	2,22±0,22 ^B

10. táblázat. A *Cynodon dactylon* biomasszáját, biomassza-allokációját, levélterületét és növekedési ütemét leíró változók átlagai és standard hibái. Rövidítések a 7. táblázatnak megfelelően. Az öntözött és szárazságkezelt növények közötti szignifikáns különbséget – a két talajtípus esetében külön-külön – eltérő betűk, az eredeti és sterilizált talajon nőtt növények közötti szignifikáns különbséget – a kétféle öntözés esetében külön-külön – pedig csillag jelölik. Sidak post teszt, P<0,05.

<i>B. ischaemum</i>	Talaj	Öntözött	Szárazságkezelt
Teljes növény tömege (g)	Eredeti	4,59±0,47 ^a	4,65±0,22 ^a
	Sterilizált	* 6,75±0,95 ^A	3,7±0,32 ^B
Gyökér tömege (g)	Eredeti	0,89±0,03 ^a	0,8±0,17 ^a
	Sterilizált	* 1,74±0,27 ^A	* 0,25±0,04 ^B
Szár tömege (g)	Eredeti	2,35±0,32 ^a	2,69±0,13 ^a
	Sterilizált	* 3,47±0,5 ^A	2,55±0,18 ^A
Levél tömege (g)	Eredeti	1,27±0,14 ^a	1,04±0,06 ^a
	Sterilizált	1,47±0,21 ^A	0,87±0,12 ^B
Hajtás tömege (g)	Eredeti	3,7±0,46 ^a	3,84±0,14 ^a
	Sterilizált	5±0,68 ^A	3,44±0,29 ^B
RWR	Eredeti	0,2±0,02 ^a	0,17±0,03 ^a
	Sterilizált	0,26±0,01 ^A	* 0,07±0,01 ^B
SWR	Eredeti	0,8±0,02 ^a	0,83±0,03 ^a
	Sterilizált	0,74±0,01 ^A	* 0,93±0,01 ^B
StWR	Eredeti	0,51±0,02 ^a	0,58±0,02 ^a
	Sterilizált	0,51±0,01 ^A	* 0,69±0,02 ^B
LWR	Eredeti	0,28±0,01 ^a	0,23±0,02 ^a
	Sterilizált	0,22±0,02 ^A	0,23±0,02 ^A
LA (m ²)	Eredeti	0,033±0,004 ^a	0,027±0,002 ^a
	Sterilizált	0,034±0,005 ^A	0,022±0,003 ^B
LAR (m ² /kg)	Eredeti	7,13±0,22 ^a	5,77±0,44 ^a
	Sterilizált	* 5,11±0,34 ^A	5,81±0,43 ^A
RGR	Eredeti	6,6±0,68 ^a	6,68±0,32 ^a
	Sterilizált	* 9,71±1,36 ^A	5,33±0,46 ^B

11. táblázat. A *Bothriochloa ischaemum* biomasszáját, biomassza-allokációját, levélterületét és növekedési ütemét leíró változók átlagai és standard hibái. Rövidítések a 7. táblázatnak megfelelően. Az öntözött és szárazságkezelt növények közötti szignifikáns különbséget – a két talajtípus esetében külön-külön – eltérő betűk, az eredeti és sterilizált talajon nőtt növények közötti szignifikáns különbséget – a kétféle öntözés esetében külön-külön – pedig csillag jelölik. Sidak post teszt, P<0,05.

A két kezelés hatását a levelek relatív víztartalmára és durva szöveti szerkezetére a függelék F.8. táblázata foglalja össze. A levelek relatív víztartalma (RWC) a szárazságkezelés hatására a két nem inváziós faj esetében csökkent szignifikánsan mindkét talajtípusnál, a *D. alpina* esetében ez a csökkenés a sterilizált talajban növő növényeknél nagyobb mértékű volt, mint az eredeti talajban növekvőknél (19% a 14%-al szemben), míg a *Ch. gryllus* esetében mindkét talajtípusnál 10% alatt maradt (12/A, B táblázat). Az inváziós fajok leveleinek relatív víztartalmára a szárazságkezelésnek nem volt hatása (13/B, C táblázat). Az invázióképesség tekintetében köztes státuszú *B. ischaemum* leveleinek RWC-je inkább a nem inváziós *Ch. gryllus* leveleihez hasonlított, 5-8%-al csökkent a szárazságkezelés hatására (13/A táblázat).

Bár a levelek durva szöveti szerkezetét leíró változókra (LT: levélvastagság, LD: átlagos levélszöveti sűrűség) nem volt jelentős hatással egyik kezelés sem (12., 13. táblázat), a *C. epigeios*, *C. dactylon* és *B. ischaemum* fajoknál a sterilizálás kismértékű, de szignifikáns levélvastagodást okozott öntözött talajban (13. táblázat).

<i>D. alpina</i>	Talaj	Öntözött	Szárazságkezelt
RWC	Eredeti	95,3±0,4 ^a	82,1±1,3 ^b
	Sterilizált	93±1,6 ^A	* 75,1±0,5 ^B
LT (mm)	Eredeti	0,17±0,01 ^a	0,18±0,01 ^a
	Sterilizált	0,16±0,00 ^A	0,17±0,01 ^A
LD (g/cm ³)	Eredeti	0,29±0,00 ^a	0,31±0,01 ^a
	Sterilizált	0,32±0,02 ^A	0,34±0,01 ^A

A

<i>Ch. gryllus</i>	Talaj	Öntözött	Szárazságkezelt
RWC	Eredeti	98,2±0,2 ^a	91,9±0,8 ^b
	Sterilizált	97,8±0,8 ^A	* 89,4±0,6 ^B
LT (mm)	Eredeti	0,11±0,01 ^a	0,11±0,00 ^a
	Sterilizált	0,11±0,00 ^A	0,11±0,01 ^A
LD (g/cm ³)	Eredeti	0,32±0,02 ^a	0,34±0,01 ^a
	Sterilizált	* 0,38±0,01 ^A	0,33±0,01 ^B

B

12. táblázat. A nem inváziós *Danthonia alpina* (A) és *Chrysopogon gryllus* (B) relatív víztartalmának és a levelek durva szöveti szerkezetének átlagai és standard hibái a két kezelés végén. Rövidítések: RWC – levelek relatív víztartalma, LT – levelek vastagsága, LD – átlagos levélszöveti sűrűség. Az öntözött és szárazságkezelt növények közötti szignifikáns különbséget – a két talajtípus esetében külön-külön – eltérő betűk, az eredeti és sterilizált talajon nőtt növények közötti szignifikáns különbséget – a kétféle öntözés esetében külön-külön – pedig csillag jelölik. Sidak post teszt, P<0,05.

<i>B. ischaemum</i>	Talaj	Öntözött	Szárazságkezelt
RWC	Eredeti	98,6±0,4 ^a	93,6±0,6 ^b
	Sterilizált	96±0,2 ^A	* 88±1,8 ^B
LT (mm)	Eredeti	0,08±0,00 ^a	0,09±0,00 ^a
	Sterilizált	* 0,1±0,00 ^A	0,09±0,00 ^B
LD (g/cm ³)	Eredeti	0,39±0,03 ^a	0,46±0,02 ^b
	Sterilizált	0,39±0,01 ^A	0,41±0,01 ^A

A

<i>C. epigeios</i>	Talaj	Öntözött	Szárazságkezelt
RWC	Eredeti	96,5±0,9 ^a	94,2±1,1 ^a
	Sterilizált	93,8±1,2 ^A	91,6±1,9 ^A
LT	Eredeti	0,11±0,01 ^a	0,11±0,00 ^a
	Sterilizált	* 0,13±0,01 ^A	0,11±0,01 ^B
LD	Eredeti	0,31±0,02 ^a	0,32±0,01 ^a
	Sterilizált	0,34±0,02 ^A	0,36±0,02 ^A

B

<i>C. dactylon</i>	Talaj	Öntözött	Szárazságkezelt
RWC	Eredeti	98,7±0,2 ^a	99±0,2 ^a
	Sterilizált	98,6±0,6 ^A	* 97,4±0,6 ^A
LT (mm)	Eredeti	0,08±0,00 ^a	0,08±0,00 ^a
	Sterilizált	* 0,09±0,00 ^A	0,09±0,00 ^A
LD (g/cm ³)	Eredeti	0,35±0,01 ^a	0,36±0,01 ^a
	Sterilizált	0,35±0,02 ^A	0,38±0,03 ^A

C

13. táblázat. A lokális térfoglaló *Bothriochloa ischaemum* (A), az inváziós *Calamagrostis epigeios* (B) és *Cynodon dactylon* (C) relatív víztartalmának és a levelek durva szöveti szerkezetének átlagai és standard hibái a két kezelés végén. Rövidítések a 12. táblázatnak megfelelően. Az öntözött és szárazságkezelt növények közötti szignifikáns különbséget – a két talajtípus esetében külön-külön – eltérő betűk, az eredeti és sterilizált talajon nőtt növények közötti szignifikáns különbséget – a kétféle öntözés esetében külön-külön – pedig csillag jelölik. Sidak post teszt, P<0,05.

IV.2.2. A szárazságkezelés és talajsterilizálás hatása a vizsgált fajok fotoszintézisére

A két kezelés fotoszintetikus tevékenységre gyakorolt hatását a függelék F.9-13. táblázatai foglalják össze. A kezeléseknak mérsékelt hatása volt csupán a fotoszintetikus aktivitásra. A szárazságkezelés hatására a *D. alpina* nettó fotoszintézisének üteme (P_n) 17-26%-al, sztómás vízpárovezetése (g_s) pedig 43-44%-al csökkent mind az eredeti és sterilizált talajon növekvő növényeknél (14. táblázat). Ez 33%-os javulást eredményezett a pillanatnyi fotoszintetikus vízhasznosítási hatékonyságban (PWUE) az eredeti talajban lévő növényeknél. A *D. alpina* maximális és aktuális fotokémiai hatékonysága (F_v/F_m , ill. Φ_{PSII}) steril talajban és a kombinált (szárazság + steril talaj) kezelés esetében csökkent. A *D. alpina* fotokémiai kioltása (q_P) sterilizált talajban szintén csökkent, míg a *Ch. gryllus* antenna-hatékonysága (F_v'/F_m') a szárazságkezelés, ill. a talajsterilizálás hatására a kontrollhoz képest csökkent (14. táblázat). Az inváziós növényeknél egyik kezelés sem eredményezett mérhető változást a fotoszintetikus aktivitásban (15. táblázat). A *B. ischaemum* pillanatnyi fotoszintetikus vízhasznosítási hatékonysága eredeti talajban a szárazságkezelésnek kitett növényeknél 80%-al nőtt és ez az érték 63%-al nagyobb volt, mint steril talajon (16. táblázat).

<i>D. alpina</i>	Talaj	Öntözött	Szárazságkezelt
P _n	Eredeti	15,47±0,63 ^a	12,8±0,72 ^b
	Sterilizált	13,21±0,62 ^A	* 9,81±0,69 ^B
g _s	Eredeti	0,29±0,05 ^a	0,16±0,02 ^b
	Sterilizált	0,23±0,01 ^A	0,14±0,01 ^B
PWUE	Eredeti	0,06±0,01 ^a	0,08±0,01 ^b
	Sterilizált	0,06±0,00 ^A	0,08±0,00 ^A
F _v /F _m	Eredeti	0,85±0,01 ^a	0,81±0,01 ^a
	Sterilizált	0,83±0,01 ^A	0,76±0,02 ^B
F _v '/F _m '	Eredeti	0,56±0,01 ^a	0,54±0,02 ^a
	Sterilizált	0,54±0,02 ^A	0,5±0,03 ^A
ΦPSII	Eredeti	0,27±0,02 ^a	0,24±0,03 ^a
	Sterilizált	* 0,18±0,01 ^A	0,18±0,02 ^A
qP	Eredeti	0,48±0,04 ^a	0,43±0,05 ^a
	Sterilizált	* 0,32±0,02 ^A	0,36±0,02 ^A
NPQ	Eredeti	2,2±0,09 ^a	2,26±0,2 ^a
	Sterilizált	2,48±0,49 ^A	2,3±0,24 ^A
ETR	Eredeti	113,24±9,24 ^a	99,04±13,06 ^a
	Sterilizált	* 74,03±5,11 ^A	75,52±6,1 ^A

<i>Ch. gryllus</i>	Talaj	Öntözött	Szárazságkezelt
P _n	Eredeti	13,67±0,57 ^a	14,51±1 ^a
	Sterilizált	11,27±2,17 ^A	12,78±3,2 ^A
g _s	Eredeti	0,09±0,02 ^a	0,05±0,01 ^a
	Sterilizált	0,05±0,02 ^A	0,08±0,03 ^A
PWUE	Eredeti	0,21±0,07 ^a	0,3±0,02 ^a
	Sterilizált	0,29±0,08 ^A	0,26±0,08 ^A
F _v /F _m	Eredeti	0,83±0,01 ^a	0,81±0,00 ^a
	Sterilizált	0,77±0,04 ^A	0,79±0,03 ^A
F _v '/F _m '	Eredeti	0,49±0,01 ^a	0,43±0,02 ^b
	Sterilizált	* 0,43±0,02 ^A	0,47±0,01 ^A
ΦPSII	Eredeti	0,15±0,04 ^a	0,11±0,01 ^a
	Sterilizált	0,13±0,00 ^A	0,17±0,02 ^A
qP	Eredeti	0,31±0,07 ^a	0,27±0,03 ^a
	Sterilizált	0,31±0,01 ^A	0,36±0,04 ^A
NPQ	Eredeti	3,36±0,4 ^a	2,54±0,13 ^a
	Sterilizált	2,93±0,43 ^A	2,54±0,31 ^A
ETR	Eredeti	64,05±14,76 ^a	47,88±3,26 ^a
	Sterilizált	54,29±1,82 ^A	70,43±8,49 ^A

14. táblázat. A *Danthonia alpina* és a *Chrysopogon gryllus* fotoszintetikus aktivitását leíró változók átlagai és standard hibái. Rövidítések: P_n – nettó fotoszintézis üteme, g_s – sztómás vízpárolgás, PWUE – pillanatnyi fotoszintetikus vízhasznosítási hatékonyság, F_v/F_m – PSII maximális fotokémiai hatékonysága, F_v'/F_m' – PSII antennák fényenergia befogási hatékonysága, ΦPSII – PSII aktuális fotokémiai hatékonysága, qP – fotokémiai fluoreszcencia kioltás, NPQ – nem-fotokémiai fluoreszcencia kioltás, ETR – fotoszintetikus elektronszállítási sebesség. Az öntözött és szárazságkezelt növények közötti szignifikáns különbséget – a két talajtípus esetében külön-külön – eltérő betűk, az eredeti és sterilizált talajon nőtt növények közötti szignifikáns különbséget – a kétféle öntözés esetében külön-külön – pedig csillag jelölik. Sidak post teszt, P<0,05.

<i>C. epigeios</i>	Talaj	Öntözött	Szárazságkezelt
P_n	Eredeti	$7,35 \pm 1,03^a$	$7,67 \pm 0,85^a$
	Sterilizált	$7,83 \pm 1,49^A$	$5,68 \pm 0,72^A$
g_s	Eredeti	$0,14 \pm 0,02^a$	$0,14 \pm 0,03^a$
	Sterilizált	$0,12 \pm 0,03^A$	$0,1 \pm 0,01^A$
PWUE	Eredeti	$0,055 \pm 0,003^a$	$0,061 \pm 0,01^a$
	Sterilizált	$0,07 \pm 0,01^A$	$0,064 \pm 0,012^A$
F_v/F_m	Eredeti	$0,82 \pm 0,01^a$	$0,79 \pm 0,01^a$
	Sterilizált	$0,8 \pm 0,02^A$	$0,77 \pm 0,02^A$
F_v'/F_m'	Eredeti	$0,44 \pm 0,04^a$	$0,46 \pm 0,03^a$
	Sterilizált	$0,47 \pm 0,02^A$	$0,52 \pm 0,02^A$
$\phi PSII$	Eredeti	$0,13 \pm 0,01^a$	$0,14 \pm 0,01^a$
	Sterilizált	$0,13 \pm 0,01^A$	$0,13 \pm 0,02^A$
qP	Eredeti	$0,29 \pm 0,01^a$	$0,31 \pm 0,03^a$
	Sterilizált	$0,27 \pm 0,01^A$	$0,3 \pm 0,03^A$
NPQ	Eredeti	$3 \pm 0,2^a$	$2,92 \pm 0,2^a$
	Sterilizált	$3,04 \pm 0,47^A$	$3,16 \pm 0,31^A$
ETR	Eredeti	$53,83 \pm 2,96^a$	$59,98 \pm 5,32^a$
	Sterilizált	$52,61 \pm 3,29^A$	$53 \pm 8,9^A$

<i>C. dactylon</i>	Talaj	Öntözött	Szárazságkezelt
P_n	Eredeti	$17,77 \pm 1,54^a$	$18,21 \pm 2,06^a$
	Sterilizált	$12,85 \pm 1,22^A$	$13,66 \pm 1,5^A$
g_s	Eredeti	$0,1 \pm 0,02^a$	$0,07 \pm 0,01^a$
	Sterilizált	$0,09 \pm 0,01^A$	$0,1 \pm 0,01^A$
PWUE	Eredeti	$0,25 \pm 0,1^a$	$0,27 \pm 0,05^a$
	Sterilizált	$0,15 \pm 0,01^A$	$0,15 \pm 0,01^A$
F_v/F_m	Eredeti	$0,79 \pm 0,02^a$	$0,81 \pm 0,01^a$
	Sterilizált	$0,79 \pm 0,01^A$	$0,8 \pm 0,01^A$
F_v'/F_m'	Eredeti	$0,46 \pm 0,02^a$	$0,47 \pm 0,01^a$
	Sterilizált	$0,44 \pm 0,01^A$	$0,49 \pm 0,02^A$
$\phi PSII$	Eredeti	$0,2 \pm 0,02^a$	$0,21 \pm 0,01^a$
	Sterilizált	$0,18 \pm 0,02^A$	$0,18 \pm 0,01^A$
qP	Eredeti	$0,43 \pm 0,01^a$	$0,44 \pm 0,03^a$
	Sterilizált	$0,4 \pm 0,04^A$	$0,37 \pm 0,03^A$
NPQ	Eredeti	$3,06 \pm 0,12^a$	$2,53 \pm 0,16^a$
	Sterilizált	$2,7 \pm 0,23^A$	$2,61 \pm 0,17^A$
ETR	Eredeti	$84,05 \pm 6,85^a$	$86,98 \pm 5,98^a$
	Sterilizált	$73,87 \pm 7,22^A$	$76,78 \pm 4,4^A$

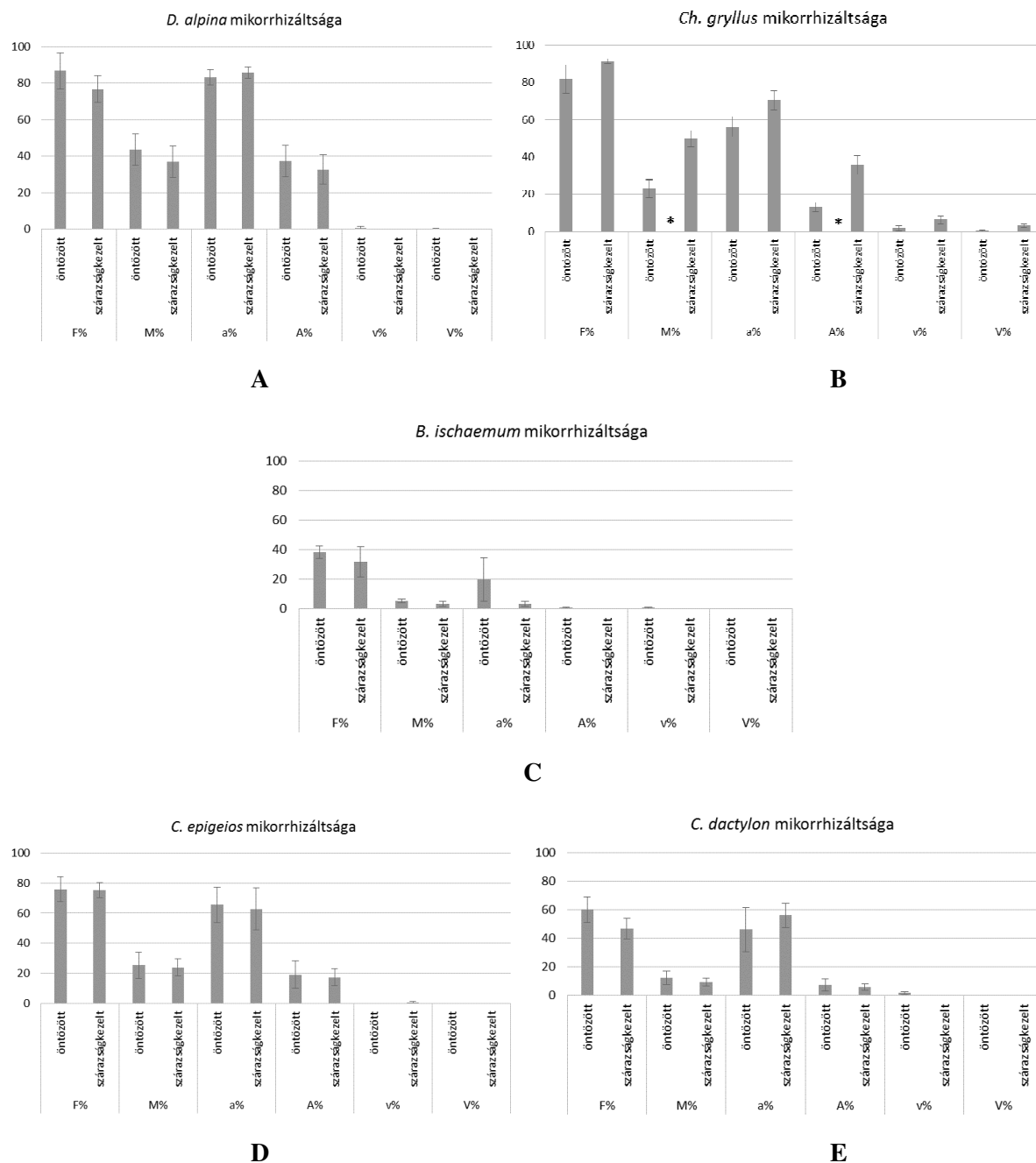
15. táblázat. A *Calamagrostis epigeios* és a *Cynodon dactylon* fotoszintetikus aktivitását leíró változók átlagai és standard hibái. Rövidítések a 14. táblázatnak megfelelően. Az öntözött és szárazságkezelt növények közötti szignifikáns különbséget – a két talajtípus esetében külön-külön – eltérő betűk, az eredeti és sterilizált talajon nőtt növények közötti szignifikáns különbséget – a kétféle öntözés esetében külön-külön – pedig csillag jelölik. Sidak post teszt, $P < 0,05$.

<i>B. ischaemum</i>	Talaj	Öntözött	Szárazságkezelt
P_n	Eredeti	11,26±0,95 ^a	12,96±0,88 ^a
	Sterilizált	12,63±0,74 ^A	13,67±2,59 ^A
g_s	Eredeti	0,05±0,01 ^a	0,03±0,00 ^a
	Sterilizált	0,06±0,01 ^A	* 0,08±0,01 ^A
PWUE	Eredeti	0,27±0,08 ^a	0,49±0,04 ^b
	Sterilizált	0,26±0,07 ^A	* 0,18±0,01 ^A
F_v/F_m	Eredeti	0,81±0,01 ^a	0,8±0,01 ^a
	Sterilizált	0,82±0,01 ^A	0,8±0,02 ^A
F_v'/F_m'	Eredeti	0,37±0,02 ^a	0,41±0,01 ^a
	Sterilizált	0,42±0,01 ^A	0,4±0,02 ^A
$\phi PSII$	Eredeti	0,09±0,01 ^a	0,12±0,01 ^a
	Sterilizált	0,09±0,01 ^A	0,1±0,01 ^A
qP	Eredeti	0,24±0,02 ^a	0,29±0,02 ^a
	Sterilizált	0,22±0,02 ^A	0,26±0,03 ^A
NPQ	Eredeti	3,46±0,45 ^a	3,25±0,2 ^a
	Sterilizált	3,3±0,51 ^A	3,43±0,38 ^A
ETR	Eredeti	36,54±3,12 ^a	49,31±2,19 ^a
	Sterilizált	39,27±3,27 ^A	42,34±5,21 ^A

16. táblázat. A *Bothriochloa ischaemum* fotoszintetikus aktivitását leíró változók átlagai és standard hibái. Rövidítések a 14. táblázatnak megfelelően. Az öntözött és szárazságkezelt növények közötti szignifikáns különbséget – a két talajtípus esetében külön-külön – eltérő betűk, az eredeti és sterilizált talajon nőtt növények közötti szignifikáns különbséget – a kétféle öntözés esetében külön-külön – pedig csillag jelölik. Sidak post teszt, $P < 0,05$.

IV.2.3. A gyökerek mikorrhizáltsága

A talajsterilizálás sikeresen elpusztította a mikorrhiza gombák képleteit, egyik sterilizált talajból vett gyökér sem volt mikorrhizált. A nem-inváziós fajok mikorrhiza-kolonizáltsága volt a legnagyobb a vizsgált növények közül (18/A, B ábra). A mikorrhizáltság gyakorisága (M%) a nem-inváziós fajok esetében 40% körüli volt, ami a *Ch. gryllus* esetében kisebb, mint amit korábban terepről gyűjtött mintákban tapasztaltam (2. esettanulmány). Az inváziós fajok közül a *C. epigeios* ért el 20% feletti M%-ot (18/D ábra). A teljes gyökér arbuszkulum-tartalma a *D. alpina* gyökereiben volt a legmagasabb (35-40%), a *Ch. gryllus* esetében a szárazságkezelt növényekben volt csak 40% közeli (18/B ábra). Az inváziós növényeknél a *C. epigeios* arbuszkulum-tartalma (A%) 20% körül volt, a *C. dactylon*-é a 10%-ot sem érte el (18/D, E ábra). A legalacsonyabb mikorrhizáltsági értékekkel a *B. ischaemum* rendelkezett (18/C ábra). A szárazságkezelés egyedül a *Ch. gryllus* mikorrhizáltságára volt hatással, M%-át és A%-át növelte (18/B ábra).



18. ábra. A szárazságkezelés hatása az egyes fajok mikorrhizáltságára. Az oszlopok az átlagokat, a hibasávok az átlagok standard hibáját (SE) jelölik. A szignifikáns eltérést csillag jelzi. t-próba (Welch korrekcióval), $P < 0,05$.

IV.3. Eredmények értékelése

Az eredmények alátámasztották a hipotézist, miszerint a termőhelyi vezikuláris-arbuszkuláris mikorrhiza nem enyhíti az inváziós növények esetében a szárazságstresszt, míg a nem inváziós növények esetében igen. A szárazságkezelés hatása alatt a nem inváziós *D. alpina* és *Ch. gryllus* nagyobb biomasszát ért el a mikorrhizákat tartalmazó természetes talajjal

feltöltött cserepekben, kivéve a *D. alpina* gyökérzetét. Ezzel szemben az inváziós *C. epigeios* és *C. dactylon* esetében az eredeti, ill. sterilizált talajban növekvő növények növekedési üteme és biotassza-allokációja nem különbözött a szárazságkezelés hatására (a *C. dactylon* gyökértömegének kivételével, amely steril talajban növekedett). Továbbá, amikor a növények jól öntözött, de mikorrhiza-mentes sterilizált talajban nőttek, mind a *D. alpina*, mind a *Ch. gryllus* növekedése kisebb mértékű volt, mint mikorrhizákat tartalmazó, jól öntözött talajon, míg sem a *C. epigeios*, sem a *C. dactylon* esetében nem tapasztaltam csökkenést (a *C. dactylon* gyökértömege még nőtt is). Az eredmények azt mutatják, hogy az őshonos, tömegesen nem terjedő füvek helyi mikorrhiza-partnereiktől függenek, amelyek segítik őket a szárazságstressz enyhítésében és növekedésük fenntartásában limitáló környezeti feltételek között. Úgy tűnik, a két inváziós faj nem részesül ilyen mértékű előnyökben a mikorrhiza-kapcsolat eredményeképp, ami kisebb mértékű mikorrhiza-függésre is utalhat. Ez előnyükre válhat a talaj gyakori bolygatásával jellemezhető élőhelyeken (Zólyomi & Fekete 1994, Rebele & Lehmann 2001). Az inváziós képesség szempontjából átmeneti státuszba sorolt lokális térfoglaló *B. ischaemum* az eredmények alapján nem hasonlítható egyértelműen egyik csoporthoz sem (biotassza-allokáció tekintetében), egyes tulajdonságaiban a nem inváziós füvekhez hasonló válaszokat adott a kezelésekre (pl. szárazságkezelés hatása a gyökértömegre), más esetekben az inváziós növényekhez hasonlított (pl. sterilizálás hatása a gyökér és a teljes növény biotasszájára). Ezekkel az eredményekkel összhangban van Wilson & Hartnett (1998) vizsgálata, amelyben a *Cynodon dactylon* volt az egyetlen melegkedvelő élő faj, amelynek tömeggyarapodására nem volt pozitív hatása a mikorrhiza gombáknak a többi prérin élő fűfajjal ellentétben. A *Calamagrostis epigeios* mikorrhiza kolonizáltsága kismértékű volt szénbányák meddőhányóin valamint a mikorrhiza gombáknak is csak mérsékelt hatása volt a növekedésére (Rydlová & Vosátka 2001). Korábbi terepi vizsgálataim (2. esettanulmány) is azt mutatták, hogy a *C. epigeios* és a *C. dactylon* kevésbé mikorrhiza-függő, mint a *Ch. gryllus*. A *C. epigeios* és a *C. dactylon* kisebb mértékű mikorrhiza-kolonizáltsággal rendelkezett, mint a *Ch. gryllus*, valamint az őshonos *Festuca vaginata* és *Stipa borysthénica* kevésbé volt mikorrhizált a *C. epigeios* ill. *C. dactylon* által előzőnlött állományokban, mint az özönfajmentes állományokban (Endresz *et al.* 2013). Eddigi vizsgálataim és mások eredményeinek összevetése azt valószínűsíti, hogy a két vizsgált inváziós fűfaj (*C. epigeios* és *C. dactylon*) fakultatív mikorrhizás. A 2. esettanulmányban a *C. epigeios* nagyobb mértékű kolonizáltságot mutatott a tápanyagszegény homokpusztagyepben a tápanyagban gazdag löszgyephez képest, valamint Kovács & Szigetvári (2002) és Lingfei *et al.* (2005) a *C. dactylon*-t erősen mikorrhizáltnak találta.

Vogelsang *et al.* (2004) és Vogelsang & Bever (2009) csökkenő mikorrhiza-függőséget mutatott ki a Dél-Kalifornia flóra meghonosodott adventív fajainál az őshonosokhoz képest, elsősorban az Asteraceae és a Poaceae családban. Egy másik vizsgálatban nitrogénszegény partmenti cserjés élőhelyről származó őshonos és idegenhonos fajok nitrogén hozzáadásra adott válaszát hasonlították össze. Azt találták, hogy az őshonos növények növekedése kisebb mértékű volt sterilizált talajban, míg az idegenhonos fajok növekedése nem függött a talaj mikrobióta jelenlététől vagy hiányától (Bozzolo & Lipson 2013). Az inváziós fajok talaj mikrobiótától való kisebb mértékű függése vagy eleve sajátja ezen fajoknak, vagy a megtelepedés utáni gyors evolúció eredménye is lehet. Seifert *et al.* (2009) az Európában őshonos, Észak-Amerikában invázióssá vált közönséges orbáncfű (*Hypericum perforatum*) esetében mutatott ki gyors evolúciós változást új hazájában.

Jelen kísérlet során a biomassa-allokáció mérsékelt válaszokat adott a kezelésekre. Két faj – *D. alpina* és *C. dactylon* – mutatott egyértelmű kompenzációs reakciókat a gyökérzet tömegarányának növelésével a talaj mikrobióta hiányában, sterilizált talajon, megfelelően öntözött és szárazságkezelte cserepekben is. Ez a feltételezhetően nagyobb mértékben mikorrhizára utalt *D. alpina* esetében várható volt, a *C. dactylon* esetében azonban váratlan eredmény, amely a feltételezések szerint fakultatív mikorrhizás faj. Hasonlóképp, a levélfelület aránya a sterilizált talajú cserepekben növekvő növényeknél nemcsak a *D. alpina* és a *Ch. gryllus*, hanem az inváziós *C. epigeios* és *C. dactylon* esetében is csökkent. További vizsgálatok szükségesek ezen ellentmondások felderítésére. Kis mértékű hatása volt csak a kezeléseknél a fotoszintetikus aktivitásra, az is elsősorban a nem-inváziós fajok esetében, ahol a szárazságkezelés, talajsterilizálás és ezek kombinációja egyes fotoszintézis mutatók csökkenését eredményezte. A mért fotoszintézis mutatók a növények pillanatnyi válaszát jelzik (levélgázcsere, klorofill fluoreszcencia), míg a kezeléseknél hatása valószínűleg hosszabb távon érvényesül csak, ami a kumulatív hatásokat mérő változók esetében jelenik csak meg (növekedési ütem, biomassa, levélterület). Egy hasonló kísérletben Zhu *et al.* (2012) magasabb klorofill-tartalmat és nagyobb fotokémiai aktivitást figyelt meg mikorrhizált kukoricáknál szárazságstressz hatására a mikorrhizamentes növényekhez képest.

A C₃-as és a C₄-es növények mind az inváziós, mind a nem-inváziós kategória esetében hasonló válaszokat adtak a kezelésekre eltérő élettani sajátásaik és fenológiájuk ellenére. Ez azt mutatja, hogy a fotoszintézis-típusnak nincs igazán szerepe ezen növények mikorrhiza-függőségére. Ez azonban nem feltétlenül általánosítható, mivel jóval több növényfajt vizsgálva Hoeksma *et al.* (2010) ellenkező következtetésre jutott: a C₄-es fűfajok pozitívabban reagáltak a mikorrhiza-inokulációra, mint a C₃-as fűvek.

Összefoglalva, a szárazságstressz hatását az eredeti talaj mikorbiótája, mikorrhiza gombái a nem-inváziós *D. alpina* és *Ch. gryllus* esetében látszottak enyhíteni. Ez leginkább a kumulatív hatásokat jobban mérő növekedési mutatók esetében jelentkezett, szemben az azonnali hatásokat mérő fotoszintézis mutatókkal. Az invázióképességet nem mutató fajok még jól öntözött talajon is jobban teljesítettek mikorrhiza jelenlétében, mint hiányában, míg az inváziós fajok válasza nem függtek a mikorrhizától. Ezek az eredmények a vizsgált fűfajok esetében tovább hangsúlyozzák az ép mikorrhiza-közösség fontosságát az őshonos fajok vízhiányból adódó stressztűrése szempontjából. Ahogy a mérsékelt égövi félszáraz területek nyarai a klímaváltozás hatására egyre melegebbé és szárazabbá válnak (Bartholy *et al.* 2007) a növények biotikus kapcsolatainak egyre nagyobb szerepe lesz a természetközeli élőhelyek inváziókkal szembeni ellenállásában. Minden olyan emberi behatást kerülni kell ezekben a száraz-félszáraz gyepekben, amely a talaj mikrobióta károsodását eredményezi.

V. KÖVETKEZTETÉSEK

A kapott eredmények alapján a következőképpen felelhetünk az I.6. fejezetben feltett kérdésekre, ill. értékelhetjük az ott megfogalmazott hipotéziseket:

I.1. *Miben különbözik az É-ÉK-i és a D-DNy-i kitettségű gyepek mikroklímája?*

Feltételeztem, hogy a nagyobb beesési szögben érkező napsugárzásnak köszönhetően a D-DNy-i kitettségben a gyepek talaja szárazabb, a gyepszint hőmérséklete nagyobb, mint az É-ÉK-i oldalon.

Méréseim szerint a vizsgált időszakban (2003 május-szeptember) az északkeleti lejtő talajának nedvességtartalma a mérési napokon meghaladta a délnyugati domboldalét. A talaj felső rétegének hőmérséklete derült időben magasabb volt a délies lejtőkön. Borult időben a két kitettség besugárzása között nem volt jelentős különbség. Az eredmények tehát alátámasztották hipotézisem, azzal a kiegészítéssel, hogy borult napokon a két kitettség hőmérséklete között nem volt különbség.

I.2. *Milyen hatással van a D-DNy-i kitettség mikroklímája az átültetett *Brachypodium pinnatum**

a) hajtásának és leveleinek fenológiájára és morfológiájára?

b) leveleinek fotoszintetikus működésére

c) mikorrhizáltságára

Feltételeztem, hogy a délies kitettségben a növények növekedése, a levelek morfológiája, és fotoszintézise jelezni fogja a szárazság és az erős besugárzás limitáló hatását (1). Továbbá feltételeztem, hogy mikorrhizáltsága eltérő mértékű szezonalitást mutat a két kitettségben (2).

Tavasszal a két kitettség hajtásainak túlélése között nem volt különbség, de júliustól a déli oldalon a hajtások gyors ütemű száradásnak indultak, augusztus végére a hajtások 80%-a elszáradt, míg az északias oldalon csak 20%-uk. Ezt némiképp kompenzálja, hogy a délies oldalon az őszi esőknek köszönhetően az elszáradt hajtások helyében új hajtások jelentek meg, de a hajtások száma még így is jóval alatta maradt az északi oldalon megfigyeltnek. Az északi lejtőn a levelek összesített átlagos élettartalma mintegy 30 nappal meghaladta a déli oldal leveleiét. A hajtások magassága szintén jelentős eltérést mutatott a két oldal között, a déli oldalon alacsonyabb hajtásokat fejlesztettek a növények. A déli oldalon a hajtások levélterülete kisebb volt az északi lejtők leveleivel összehasonlítva. A mért klorofill fluoreszcencia indukciós változók azt mutatták, hogy 2002 júliusában mindkét lejtő hajtásainak fotokémiai hatékonysága visszaesett júniushoz képest, de a déli oldalon nagyobb mértékben. Továbbá, a déli oldalon a fotoszintetikus pigmentek fénykárosodására utaló eredményeket kaptam. A

mikorrhizáltság intenzitása egyik kitettségekben sem csökkent nyáron (július), ősszel pedig az északi oldalon még nőtt is. A déli oldalon a gyökerek mikorrhiza-kolonizáltsága a nyári mintavételkor nagyobb mértékű volt az északi oldalhoz képest. Az arbuszkulumok mennyisége nyáron mindkét kitettségekben lecsökkent a tavasszal mérthez képest, ez a csökkenés a déli kitettségekben nagyobb mértékű volt. Ősszel az arbuszkulumok gyakorisága újra elérte a tavaszi értéket (É-ÉK), ill. meg is haladta azt (D-DNy). Az eredmények alátámasztják az (1)-es hipotézist, a délies oldalon a növények teljesítménye az ökofiziológiai mutatók tanúsága szerint elmaradt az északi oldal növényeitől. A második hipotézisem (2) a kolonizáltság mértéke, és az arbuszkulumok gyakorisága esetében teljesült, azonban fordított irányban. A délies lejtők mikorrhiza-kolonizáltsága nyáron nagyobb, az arbuszkulumok mennyisége viszont kisebb volt, mint az északi oldalon.

I.3. Vajon a növény fenotípusos plasztikussága elegendően nagy-e ahhoz, hogy elviselje a délies kitettségű lejtők mikroklímáját?

Feltételeztem, hogy a délies kitettség szárazabb, melegebb, nagyobb besugárzással rendelkező mikroklímája eléri a B. pinnatum toleranciahatárát és a növények teljesítményében mérhető hatások már egy vegetációs periódus során is megmutatják, hogy a növény hosszabb távú fennmaradása nem lehetséges.

A *B. pinnatum* növekedési és fiziológiai teljesítményének mutatói alapján elmondható, hogy a déli kitettség mikroklímája nem biztosít kedvező abiotikus környezetet a növény számára. Hosszabb távon valószínűsíthető, hogy a helyi mikroklímához adaptálódott növényfajok kiszorítják a déli oldalra átültetett *B. pinnatum* növényeket. A délies kitettségű gyepekben ezek az abiotikus tényezők valószínűleg már a megtelepedését is akadályozzák, hiszen a kifejlett hajtások teljesítménye is jelentősen károsodott. A klímaváltozás hatására szárazodó és melegedő északias oldalakon is várható az élőhelyi adottságok számára kedvezőtlen változása.

II.1. Eltérő-e az inváziós fűfajok gyökereinek mikorrhiza-kolonizáltsága a nem-inváziós fajokétól?

Feltételeztem, hogy az inváziós fajok kevésbé mikorrhizára utaltak és ez megjelenik mikorrhizáltságuk mértékében is.

A vizsgált, inváziós kategóriába sorolt *Calamagrostis epigeios* és *Cynodon dactylon* mikorrhizáltsága fele, két-harmada volt a nem-inváziós fűfajokénak (*Bromus inermis*, *Chrysopogon gryllus*). A bolygatás hatására tömegesen terjedő, lokális térfoglaló fűfajok (*Brachypodium pinnatum* és *Bothriochloa ischaemum*) eltérő képet mutattak. A C3-as *B. pinnatum* mikorrhiza-kolonizáltsága a nem inváziós *Bromus*-éhoz hasonlított, míg a C4-es *B.*

ischaemum az inváziós és nem-inváziós fajokhoz képest köztes értéket mutatott. Eredményeim alátámasztják hipotézisem, az inváziós fajok mikorrhiza-kolonizáltsága és arbuszkulum tartalma is kisebb volt, mint a nem-inváziós fajoké.

II.2. Különbözik-e az inváziós fajok által dominált élőhelyek őshonos, tömegesen nem terjedő fajainak mikorrhizáltsága a természetes, inváziómentes élőhelyekétől?

Feltételeztem, hogy a kevésbé mikorrhizált inváziós fajok az előzőnlött élőhelyek eredeti fajainak mikorrhizáltságát csökkentik, mivel a mikorrhiza gombák szemszögéből nézve gazdaszerzetként „szegényebb” élőhelynek számítanak az erősen mikorrhizált őshonos, nem-inváziós fajokhoz képest.

Az inváziós *C. dactylon* mikorrhiza-kolonizáltsága és arbuszkulum-tartalma is kisebb mértékű volt az inváziótól mentes gyeppen lévő nem inváziós *Festuca vaginata*-hoz képest, de nem különbözött a *Stipa borysthénica* értékeitől. A *C. epigeios* mikorrhizáltsága nem különbözött a *Festuca* mikorrhizáltságától, és a – szintén inváziómentes állományból gyűjtött – *Stipáénál* magasabbnak bizonyult. A két nem-inváziós faj különböző gypállományból (inváziómentes, *C. epigeios* dominálta, *C. dactylon* dominálta) vett mintái alapján a mikorrhiza változók trendszerűen csökkennek az inváziómentes → *C. epigeios*-os → *C. dactylon*-os állomány irányában, az inváziómentes és *C. dactylon*-os állományok között szignifikáns különbséget mutatva. Ezen eredmények alapján megerősítést nyert az a hipotézis, miszerint az őshonos, nem terjedő fajok mikorrhizáltsága csökken az inváziós fajok által előzőnlött gyeppen, de a *C. epigeios* esetében nem a tömegesen terjedő faj alacsony mikorrhiza-kolonizáltsága okozza ezt. Előfordulhat, hogy a *C. epigeios* más gombafajokkal alkot hatékony mikorrhiza-kapcsolatot, de ezek a fajok az előzőnlött társulások eredetileg domináns fűfajainak szuboptimálisak. Így a társulás talajának mikorrhiza-összetételét megváltoztatva közvetetten hatnak az őshonos, nem-inváziós fajokra, azonban ennek felderítéséhez további vizsgálat szükséges.

III.1. Eltérő-e a talaj sterilizálására, valamint a szárazságkezelésre adott válasza tömegesen terjedő, inváziós és nem inváziós fajoknak?

Feltételeztem, hogy az inváziós fajok kevésbé reagálnak a talaj sterilizálására a nem-inváziós fajokhoz képest, mivel kisebb mértékű a mikorrhiza-kapcsolatra utaltságuk.

A talajsterilizálásra, ill. a szárazságkezelésre adott növényi válaszok közül a növények kumulatív teljesítményét mérő növekedési, biomassza felhalmozási mutatókra voltak nagyobb hatással a kezelések, szemben a pillanatnyi fotoszintetikus teljesítmény mutatóival. A szárazságkezelés mind az inváziós (*C. epigeios*, *C. dactylon*), mind a nem-inváziós fajok (*D. alpina*, *Ch. gryllus*) növekedését, biomasszáját csökkentette, de a talaj sterilizálása elsősorban

a nem-inváziós növényekét. A két kezelés együttes alkalmazása nagyobb mértékben csökkentette a nem-inváziós fajok levelének, hajtásának tömegét, mint az inváziós fajok esetében. A pillanatnyi teljesítményt mérő fotoszintézis paraméterek az inváziós növények esetében nem változtak egyik kezelés hatására sem, míg a nem-inváziós növények közül a *D. alpina* esetében a nettó fotoszintézis üteme jelentősen csökkent a két kezelés együttes hatásakor.

III.2. Befolyásolja-e a mikorrhiza hiánya a szárazságstresszre adott növényi választ tömegesen terjedő, inváziós és nem-inváziós növényfajoknál?

Feltételeztem, hogy a mikorrhiza hiánya elsősorban az őshonos, nem terjedő fajok esetében a szárazságkezelés hatását erősíti, az inváziós fajok esetében – amelyek a feltételezés szerint fakultatív mikorrhizásak – viszont nem erősíti szignifikánsan.

Az eredmények alátámasztották a hipotézist, miszerint a vezikuláris-arbuszkuláris mikorrhiza nem enyhíti az inváziós növények esetében a szárazságstresszt, míg a nem inváziós növények esetében igen. A szárazságkezelés hatása alatt a nem inváziós *D. alpina* és *Ch. gryllus* a mikorrhizákat tartalmazó természetes talajjal feltöltött cserepekben jobban teljesítettek szinte minden növekedési mutató szerint, ezzel szemben az inváziós *C. epigeios* és *C. dactylon* esetében az eredeti, ill. sterilizált talajban növő növények növekedési üteme és biomassza-allokációja nem csökkent a szárazságkezelés hatására. Az eredmények azt mutatják, hogy az őshonos, nem-inváziós fűvek helyi mikorrhiza partnereiktől függenek, amelyek segítik őket a szárazságstressz enyhítésében és növekedésük fenntartásában limitáló környezeti feltételek között. Úgy tűnik, a két inváziós faj nem részesül ilyen mértékű előnyökben a mikorrhiza-kapcsolat eredményeképp, ami kisebb mértékű mikorrhiza függésre is utalhat.

VI. ÖSSZEFOGLALÁS

A vezikuláris-arbuszkuláris mikorrhiza (VAM) elősegítheti vagy gátolhatja a növényi inváziót. Az inváziós növények általában kevésbé mikorrhizára utaltak, mint az őshonos fajok, mivel nem mikorrhizáltak, fakultatívan mikorrhizáltak, vagy széles elterjedésű, generalista VAM gombafajokkal alakítanak ki kapcsolatot. Sok esetben az élőhely eredeti VAM közössége fontos eleme a honos növényközösség invázióval szembeni ellenállásának.

Terepvizsgálatokban és növényházi kísérletekben elemeztem a VAM kapcsolat növények ökofiziológiai működésében betöltött szerepét. Ennek során invázióképesség szempontjából három kategóriába sorolt (nem inváziós, lokális térfoglaló, ill. honos inváziós), hazai pusztagyepkekből származó, élő pázsítfüveket vizsgáltam.

A löszgyepek északi lejtőin tömeges állományokat alkotó *Brachypodium pinnatum* sokféle mikroélőhelyen megtalálható, amiben nagymértékű ökofiziológiai plasztikussága is szerepet játszik. Mivel ez a faj erősen mikorrhizált, feltételezhető, hogy a gombapartner nyújtotta előnyök is hozzásegítik széles toleranciatartományának kialakításához. A sokszor igen csekély távolságra lévő délies kitettségű löszgyepekből teljesen hiányzik, míg saját élőhelyén nagy állományokat alkot. Egy terepi átültetési kísérletben arra a kérdésre kerestem a választ, hogy vajon az abiotikus környezet akadályozza-e elterjedését, ill. hogyan változik a növény morfológiája, fotoszintézise és mikorrhizáltsága a szárazabb, melegebb élőhelyen. A nyári időszak igen kedvezőtlen a növény számára a délies kitettségben, levelei elszáradnak, fotoszintézise gátolt. Jelentősen csökken az arbuszkulumok gyakorisága, ami a gyökerek inaktivitására utal. A délies lejtőkön a tartós fennmaradás költsége legalább kétszeres, hiszen nemcsak télen, hanem nyáron is elpusztul az előző évszakban képződött hajtás.

Az inváziós növények térhódítása megváltoztathatja a talaj arbuszkuláris mikorrhiza közösségét, illetve csökkentheti a mikorrhiza-gomba képletek tömegességét, így a növényeknek közvetett módon is hatásuk van az őshonos növényfajokra. Arra kerestem a választ, hogy az őshonos, nem-inváziós fajok eltérő mértékben mikorrhizáltak-e az inváziós növények által előzőnlött gyepekben az inváziós növényektől mentes, természetközeli gypállományokhoz képest. Ennek felderítésére összehasonlítottam két, őshonos, a homoki gyepekben specialista fűfaj (*Festuca vaginata* és *Stipa borysthénica*) mikorrhizáltságának mértékét inváziós növényektől mentes, természetközeli gyepekben és olyan állományokban, amelyeket vagy a szintén őshonos, de bolygatás hatására tömegesen terjedő *Calamagrostis epigeios* dominált, vagy az archeofiton, honos inváziós *Cynodon dactylon*. Az eredmények a vizsgált fűfajoknál azt a hipotézist támasztják alá mely szerint az inváziós fajok tömegessé válása csökkenti nem-inváziós fajok mikorrhizáltságát. Mikorrhiza-kolonizáltságuk mértéke a természetközeli állományokban volt a legnagyobb, a *C. dactylon* uralta állományokban a legkisebb, míg a *C. epigeios* dominálta gyepekben közbelső értéket mutatott. Az arbuszkulum-tartalom a *Festuca* esetében ehhez hasonló képet mutatott, míg a *Stipa* esetében a vezikulum-tartalom volt jelentősen alacsonyabb a *C. dactylon* dominálta gyepekben a természetközelihez képest.

A VAM enyhíteni képes különböző abiotikus stresszhatásokat. Az inváziós növények gyakran nem alakítanak ki mikorrhiza-kapcsolatot, vagy fakultatívan mikorrhizáltak. Növényházban nevelt, inváziós és nem-inváziós növényeken vizsgáltam a szárazságkezelés és talajsterilizálás hatását a növények növekedésére, biomassza-allokációjára, fotoszintézisére, és leveleinek durva szöveti szerkezetére. Arra kerestem a választ, hogy eltérő-e a különböző invázióképességű fajok válasza ezen kezelésekre, illetve, hogy befolyásolja-e a mikorrhiza hiánya a szárazságkezelésre adott válaszukat. Az eredmények azt mutatják, hogy az őshonos, tömegesen nem terjedő füvek helyi mikorrhiza partnereiktől függenek, amelyek segítik őket a szárazságstressz enyhítésében és növekedésük fenntartásában limitáló környezeti feltételek között. Úgy tűnik, a két inváziós faj nem részesül ilyen mértékű előnyökben a mikorrhiza-kapcsolat eredményeképp, ami kisebb mértékű mikorrhiza-függésre is utalhat.

VII. SUMMARY

Arbuscular mycorrhiza (AM) can either promote or hinder the success of plant invasions. In comparison with native plant species, invasive plants tend to depend on their mycorrhizal symbionts to a lesser degree, are facultative partners or form mutualistic interactions with cosmopolitan, generalist AM fungi. In many cases, the resident AM community plays an important role in the ability of natural habitats to resist invasion.

In this thesis I studied the role of AM in the ecophysiology of grass species in both field and glasshouse experiments. I set up three categories for the grass species (*Poaceae*) included in this study with respect to their invasiveness: non-invasive, post-disturbance dominant and native invasive. All the species were perennial grasses, native or naturalised in semiarid grasslands in Hungary.

B. pinnatum forms strong mycorrhizal symbiosis and it is possible that the advantages its fungal symbionts offer help in shaping the tolerance range of this species. The ecophysiological plasticity of *B. pinnatum* enables the species to occupy a wide range of microhabitats and it dominates grass communities on N, E facing loess slopes. However, it remarkably avoids adjacent grasslands on hillsides exposed to S or W. I examined the response of shoot phenology, leaf photochemistry and mycorrhizal colonisation of the roots of plants transplanted from NE to SW facing slopes. The SW facing slope turned out to be highly unfavourable for this species during summer, its leaves showed substantial senescence and suffered photodamage. The proportion of arbuscules greatly depressed in summer, hinting at root inactivity. The cost of long term existence on these slopes is at least twofold, since its shoots die back in summer as well as in winter.

Invasive species can alter AM community structure in the soil and have been shown to decrease the abundance of AM fungi, thus having an indirect effect on native plant species, that are dependent on mycorrhiza. I studied whether native, non-invasive grass species differ in their colonisation levels in invaded habitats compared to their original, non-invaded ones. To test this I compared mycorrhizal colonisation of two non-invasive species (*Festuca vaginata* and *Stipa borysthénica*), native in sandy grasslands, in their original, non-invaded habitat to that of communities invaded by either *Calamagrostis epigeios* or *Cynodon dactylon*. *C. epigeios* is a native, post-disturbance dominant species, while *C. dactylon* is an archeophyte naturalised invasive. Results showed that mycorrhizal colonisation of roots of resident species decreases when invasive species become dominant in these grass communities. Their levels of colonisation were highest in non-invaded stands, lowest in stands invaded by *C. dactylon* and intermediate in *C. epigeios* dominated grasslands. Arbuscule content in *Festuca* paralleled the extent of colonisation, while in the case of *Stipa* vesicle content was significantly lower in *C. dactylon* dominated stands compared to non-invaded ones.

AM can alleviate the effect of different abiotic stress factors. Invasive plants are often non-mycorrhizal or facultative mycorrhizal. In a greenhouse experiment I studied the effect of drought and soil sterilisation on the growth, biomass allocation, photosynthesis and leaf structure of non-invasive and invasive grass species. I tested whether invasive and non-invasive species differ in the extent of their response to these treatments and whether the lack of mycorrhiza influences their response to soil drought. Results showed that native, non-invasive species depend more on their mycorrhizal symbionts which help them alleviate the effects of drought and help their growth under limiting environmental conditions. The two invasive species do not seem to benefit from the alleviating effect of mycorrhizal colonisation, which may suggest their lower dependence on mycorrhiza.

VIII. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Köszönetemet fejezem ki mindenekelőtt témavezetőmnek, Dr. Kalapos Tibornak – aki a témában már szakdolgozatom és később doktori disszertációm készítése során is témavezetőm volt – hogy mind a terepmunkába, mind az eredmények elemzésébe és értékelésébe bevezetett, valamint szakmai fejlődésemben mindvégig támogatott.

Köszönetet mondok az ELTE Biológiai Intézet Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai Tanszéke munkatársainak, mindenekelőtt Dr. Podani János tanszékvezetőnek és doktori programvezetőnek a lehetőségért, hogy tevékenységemet a kutatóhely munkájához csatlakozva végezhettem.

Köszönöm Zöld-Balogh Ágnesnek, hogy a gyökerek mikorrhiza-képleteinek festési eljárását és kiértékelését megtanította.

Köszönettel tartozom jelenlegi munkahelyem, a Kőbányai Szent László Gimnázium munkatársainak és különösen igazgatójának, Sárkány Péternek, hogy támogatásukkal segítették munkámat.

E helyütt is köszönöm szüleim és feleségem bátorítását és hogy munkámhoz mindig stabil háttérrel biztosítottak.

A vizsgálatok kivitelezéséhez az Országos Tudományos Kutatási Alap (OTKA T038028) nyújtott anyagi támogatást.

IX. IRODALOMJEGYZÉK

- Abrams M. D. & Mostoller S. A. (1995). Gas exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understory sites during a drought. *Tree Physiology* **15**: 361–370.
- Aiken S.G., Lefkovitch L.P. & Armstrong, K.C. (1989). *Calamagrostis epigejos* (Poaceae) in North America, especially Ontario. *Canadian Journal of Botany* **67**: 3205-3218.
- Al-Karaki G.N. & Al-Raddad A. (1997). Effect of arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress on growth and nutrient uptake of two wheat genotypes differing in drought resistance. *Mycorrhiza* **7**: 83-88.
- Al-Karaki G., McMichael B., & Zak, J. (2004). Field response of wheat to arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress. *Mycorrhiza* **14**: 263-269.
- Almádi L., Kovács-Láng E., Mészáros-Draskovits R. & Kalapos T. (1986). The relationship between the transpiration and photosynthesis of xerophytic grasses. *Abstracta Botanica* **10**: 1-16.
- Augé R.M., Stodola A.J.W., Brown M.S. & Bethlenfalvay G.J. (1992). Stomatal response of mycorrhizal cowpea and soybean to short-term osmotic stress. *New Phytologist* **120**: 117-125.
- Babos I. (1955). A nyárfások homokbuckán előforduló megjelenési formái. *Erdészeti kutatások* **1955/4**: 31-86.
- Barni E., Siniscalco C. (2000). Vegetation dynamics and arbuscular mycorrhiza in old-field successions of the western Italian Alps. *Mycorrhiza* **10**: 63–72.
- Bartha S. (2007). Másodlagos szukcesszió felhagyott homoki szántókon. In: Horváth A. & Szitár K. (szerk.): *Agrártájékozott növényzetének monitorozása. A hatás-monitorozás elméleti alapjai és gyakorlati lehetőségei*. MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 202-207.
- Bartholy J., Pongrácz R. & Gelybó G. (2007). Regional climate change expected in Hungary for 2071-2100. *Applied Ecology and Environmental Research* **5**: 1-17.
- Barto E. K., Friese, C. & Cipollini D. (2010). Arbuscular mycorrhizal fungi protect a native plant from allelopathic effects of an invader. *Journal of Chemical Ecology* **36**: 351-360.
- Barto E. K., Hilker M., Müller F., Mohny B. K., Weidenhamer J. D. & Rillig M. (2011). The fungal fast lane: common mycorrhizal networks extend bioactive zones of allelochemicals in soils. *PLoS ONE* **6**e27195.

- Batten K. M., Scow K. M., Davies K. F. & Harrison S. P. (2006). Two invasive plants alter soil microbial community composition in serpentine grasslands. *Biological Invasions* **8**: 217-230.
- Bazzaz F.A. (1979). The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **10**: 351-371.
- Bazzaz F.A. (1986). Life history of colonizing plants: some demographic, genetic, and physiological features. p. 96-108 In: *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii* (eds: Mooney H.A. & Drake J.A.). Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Bazzaz F.A. (1996). *Plants in changing environments. Linking physiological, population, and community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 173-205.
- Bazzaz F.A. & Carlson R.W. (1982). Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia* **54**: 313-316.
- Bever J.D. (2002a). Host-specificity of AM fungal population growth rates can generate feedback on plant growth. *Plant and Soil* **244**: 281-290.
- Bever J.D. (2002b). Negative feedback within a mutualism: host-specific growth of mycorrhizal fungi reduces plant benefit. *Proceedings of the Royal Society, Series B* **269**: 2595-2601.
- Bever J.D., Dickie I.A., Facelli E., Facelli J.M., Klironomos J., Moora M., Rillig M.C., Stock W.D., Tibbett M., & Zobel M. (2010). Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. *Trends in Ecology and Evolution* **25**(8): 468-478.
- Bever J. D., Richardson S. C., Lawrence B. M., Holmes, J. & Watson, M. (2008). Preferential allocation to beneficial symbiont with spatial structure maintains mycorrhizal mutualism. *Ecology Letters* **12**: 13-21.
- Biró M. (2008). A Duna-Tisza köze fásszárú vegetációjának átalakulása a 18. század óta, különös tekintettel a száraz homokterületekre. In: Kröel-Dulay Gy., Kalapos T. & Mojzes A. (szerk.): *Talaj - vegetáció - klíma kölcsönhatások. Köszöntjük a 70 éves Láng Editet*. MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 23-38.
- Biró M. & Molnár Zs. (1998). A Duna-Tisza köze homokbuckásainak tájtípusai, azok kiterjedése, növényzete és tájtörténete a 18. századtól. *Történeti Földrajzi Tanulmányok* **5**: 1-34.
- Björkman O. & Demming-Adams B. (1994). Regulation of photosynthesis light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. In: *Ecophysiology of*

- photosynthesis*. (Schulze, E.D. & Caldwell, M.M. eds) Ecological Studies 100, Springer-Verlag, Berlin, pp. 17-47.
- Blossey B. & Nötzold R. (1995). Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology* **83**: 887-889.
- Bobbink R. (1991) Effects of nutrient enrichment in Dutch chalk grassland. *Journal of Applied Ecology* **28**: 28-41.
- Bobbink R. & Willems J.H. (1987). Increasing dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in chalk grasslands: a threat to a species-rich ecosystem. *Biological Conservation* **40**: 301-314.
- Borhidi A. (2003). *Magyarország növénytársulásai*. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Borsy Z. (1977). A Duna-Tisza közti hátság homokformái és a homokmozgás szakaszai. *Alföldi Tanulmányok* **1**: 43-54.
- Bossdorf O., Auge H., Lafuma L., Rogers W.E., Siemann E. & Prati D. (2005). Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia* **144**, 1–11.
- Botta-Dukát Z. (2004). A növényi invázióval kapcsolatos hazai és nemzetközi aktivitás. In: Mihály B. & Botta-Dukát Z. (szerk.): *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények*. A KvVM Természetvédelmi Hivatalának tanulmánykötetei 9. Természetbúvár Alapítvány Kiadó, Budapest. pp. 17-33.
- Bozzolo F. H. & Lipson D. A. (2013). Differential responses of native and exotic coastal sage scrub plant species to N additions and the soil microbial community. *Plant and Soil* **371**: 37-51.
- Bray S. R., Kitajima K. & Sylvia D. M. (2003). Mycorrhizae differentially alter growth, physiology, and competitive ability of an invasive shrub. *Ecological Applications* **13**: 565-574.
- Brundrett M. (1991). Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research* **21**: 171-313.
- Brundrett M., Bougher N., Dell B., Grove T. & Malajczuk N. (1996). *Working with mycorrhizas in forestry and agriculture*. Pirje Printers, Canberra.
- Burke M.J. & Grime J.P. (1996). An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* **77**: 776-790.
- Buckland S.M., Thompson K., Hodgson J.G. & Grime J.P. (2001). Grassland invasions: effects of manipulations of climate and management. *Journal of Applied Ecology* **38**: 301-309.

- Busby R. R., Paschke M. W., Stromberger M. E. & Gebhart G. L. (2012a). Seasonal variation in arbuscular mycorrhizal fungi root colonization of cheatgrass (*Bromus tectorum*), an invasive winter annual. *Journal of Ecosystem and Ecography* **S8**: 001.
- Busby R. R., Stromberger M. E., Rodriguez G., Gebhart D. L. & Paschke M. W. (2012b). Arbuscular mycorrhizal fungal community differs between a coexisting native shrub and introduced annual grass. *Mycorrhiza* DOI 10.1007/s00572-0
- Cabello M.M. (1997). Hydrocarbon pollution: its effect on native arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). *FEMS Microbiology Ecology* **22**: 233-236.
- Callaway R. M., Bedmar E. J., Reinhart K. O., Silvan C. G. & Klironomos J. N. (2011). Effects of soil biota from different ranges on *Robinia* invasion: acquiring mutualists and escaping pathogens. *Ecology* **92**: 1027-1035.
- Callaway R. M., Cippolini D., Barto K., Thelen G. C., Hallett S. G., Prati D., Stinson K. & Klironomos J. N. (2008). Novel weapons: invasive plant suppresses fungal mutualists in America but not in its native Europe. *Ecology* **89**: 1043-1055.
- Callaway R. M., Mahall B. E., Wicks C., Pankey J. & Zabinski C. (2003). Soil fungi and the effects of an invasive forb on grasses: neighbor identity matters. *Ecology* **84**: 129-135.
- Callaway R. M. & Ridenour W. (2004). Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and Environment* **2**: 436-443.
- Carey J. R., Marler M. J. & Callaway R. M. (2004). Mycorrhizae transfer carbon from a native grass to an invasive weed: evidence from stable isotopes and physiology. *Plant Ecology* **172**: 133-141.
- Csecserits A. & Rédei T. (2001). Secondary succession on sandy old-fields in Hungary. *Applied Vegetation Science* **4**: 63-74.
- Csontos P. (1996). Az aljnövényzet változásai cseres-tölgyes erdők regenerációs szukcessziójában. *Synbiologia Hungarica* **2(2)**, Scientia Kiadó, Budapest, pp. 23-32.
- Crawley M.J. (1987). What makes a community invisable? p. 429-454 In: *Colonization, succession, and stability* (eds: Gray A.J., Crawley M.J., Edwards P.J.). Blackwell, Oxford.
- D'Antonio C., & Vitousek P. (1992). Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* **23**: 63-87.
- Davies F.T. Jr., Potter J.R. & Linderman R.G. (1992). Mycorrhiza and repeated drought exposure affect drought resistance and extraradical hyphae development of pepper plants independent of plant size and nutrient content. *Journal of Plant Physiology* **139**: 289-294.

- Davis M.A., Grime J.P. & Thompson K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* **88**: 528-534.
- De Kroon H. & Bobbink R. (1997). Clonal plant dominance under elevated nitrogen deposition, with special reference to *Brachypodium pinnatum* in chalk grassland. In: *The ecology and evolution of clonal plants* (eds. de Kroon, H. & van Groenendael, J.). Backhuys Publishers, Leiden. pp. 359-379.
- De Kroon H. & Knops J. (1990). Habitat exploration through morphological plasticity in two chalk grassland perennials. *Oikos* **59**: 39-49.
- De Kroon H. & Schieving F. (1990). Resource partitioning to clonal growth in relation to clonal growth strategy. In: *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function* (eds. van Groenendael, J. & de Kroon, H.). SPB Acad. Publ., The Hague. pp. 79-94.
- Dong M. & de Kroon H. (1994). Plasticity in morphology and biomass allocation in *Cynodon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes. *Oikos* **70**: 99-106.
- Doubková P., Vlasáková E. & Sudová R. (2013). Arbuscular mycorrhizal symbiosis alleviates drought stress imposed on *Knautia arvensis* plants in serpentine soil. *Plant and Soil* **370**: 149-161.
- Douds Jr D. D., Johnson C. R. & Koch K. E. (1988). Carbon cost of the fungal symbiont relative to net leaf P accumulation in a split-root VA mycorrhizal symbiosis. *Plant Physiology* **86**: 491-496.
- Emery S. M. & Rudgers J. A. (2012). Impact of competition and mycorrhizal fungi on growth of *Centaurea stoebe*, an invasive plant of sand dunes. *American Midland Naturalist* **167**: 213-222.
- Endresz G., Zöld-Balogh Á., & Kalapos T. (2005). Local distribution pattern of *Brachypodium pinnatum* (Poaceae)-Field experiments in xeric loess grassland in N. Hungary. *Phyton (Horn, Austria)* **45**: 249-265.
- Endresz G. & Kalapos T. (2006). Inváziós és nem inváziós fűvek mikorrhizáltsága. In: Mihalik E. (szerk): *XII. Magyar Növényanatómiai Szimpózium Sárkány Sándor emlékére*. 2006. június 22-23. JATEPress, Szeged. pp. 184-188.
- Endresz G., Somodi I. & Kalapos T. (2013). Arbuscular mycorrhizal colonisation of roots of grass species differing in invasiveness. *Community Ecology* **14**: 67-76.
- Entry J.A., Rygielwicz P.T., Watrud L.S. & Donnelly P.K. (2002). Influence of adverse soil conditions on the formation and function of *Arbuscular mycorrhizas*. *Advances in Environmental Research* **7**: 123-138.

- Faraway J.J. (2002). *Linear models with R. texts in statistical science*. Chapman & Hall/CRC, New York.
- Fehér D. (1935). Az alföldi homokos talajok biokémiai vizsgálata tekintettel a fásításra. *Erdészeti Kísérletek* **37**: 25-63.
- Fekete G. (1965). *Die Waldvegetation im Gödöllőer Hügelland*. Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 223
- Fekete G. (1974). Átültetési kísérletek *Polygonatum odoratum* ökotípusokkal különböző fénykörnyezetekben. I. A fény-fotoszintézis görbék módosulása. *Botanikai Közlemények* **61**: 199-204.
- Fekete G. (1992). The holistic view of succession reconsidered. *Coenoses* **7**: 21-29.
- Fekete, G. (1994) A „Cönológiai invázió xerotherm gyepekben” c. téma (OTKA 936. sz.) zárójelentése (1991-1994). MTA ÖBKI, Vácrátót, kézirat, pp. 97.
- Fekete G. & Szujkó-Lacza, J. (1973). Leaf anatomical and photosynthetic reactions of *Quercus pubescens* Willd. to environmental factors in various ecosystems. I. Leaf anatomical reactions. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* **18**: 59-89.
- Fekete G. & Virágh K. (1997). Féliszáraz *Brachypodium pinnatum* gyepek kompozíciós differenciációja. *Kitaibelia* **2(2)**: 276.
- Fekete G., Virágh K., Aszalós R. & Orlóci L. (1998). Landscape and coenological differentiation of *Brachypodium pinnatum* grasslands in Hungary. *Coenoses* **13(1)**: 39-53.
- Fekete G., Virágh K., Aszalós R., & Précsényi I. (2000). Static and dynamic approaches to landscape heterogeneity in the Hungarian forest-steppe zone. *Journal of Vegetation Science* **11**: 375-382.
- Fiala, K., Holub, P., Sedláková, I., Tůma, I., Záhora, J. & Tesařová, M. (2003). Reasons and consequences of expansion of *Calamagrostis epigejos* in alluvial meadows of landscape affected by water control measures. *Ekológia (Bratislava)* **22** (Suppl. 2): 242-252.
- Fitter A.H. (2005). Darkness visible: reflections on underground ecology. *Journal of Ecology* **93**: 231-243.
- Fontenla S., García-Romera I. & Ocampo J.A. (1999). Negative influence of non-host plants on the colonization of *Pisum sativum* by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Soil Biology and Biochemistry* **31**: 1591-1597.
- Fumanal B., Plenchette C., Chauvel B. & Bretagnolle F. (2006). Which role can arbuscular mycorrhizal fungi play in the facilitation of *Ambrosia artemisiifolia* L. Invasion in France? *Mycorrhiza* **17**: 25-35.

- Füzy A., Biró B., Tóth T., Hildebrandt U., & Bothe H. (2008). Drought, but not salinity, determines the apparent effectiveness of halophytes colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. *Journal of Plant Physiology* **165**: 1181–92.
- Füzy A., Bothe H., Molnár E., & Biró B. (2014). Mycorrhizal symbiosis effects on growth of chalk false-brome (*Brachypodium pinnatum*) are dependent on the environmental light regime. *Journal of Plant Physiology* **171**: 1–6.
- Gange A. C., Lindsay D. E. & Ellis L. S. (1999). Can arbuscular mycorrhizal fungi be used to control the undesirable grass *Poa annua* on golf courses? *Journal of Applied Ecology* **36**: 909-919.
- Goodwin J. (1992). The role of mycorrhizal fungi in competitive interactions among native bunchgrasses and alien weeds: A review and synthesis. *Northwest Science* **66**: 251-260.
- Grace C. & Stribley D. P. (1991). A safer procedure for routine staining of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycological Research* **95**: 1160-1162.
- Grace J.B., Smith M.D., Grace S.L., Collins S.L. & Stohlgren T.J. (2001). Interactions between fire and invasive plants in temperate grasslands of North America. In: Galley, K.E.M. & Wilson, T.P. (eds.): *Proceedings of the Invasive Species Workshop: the Role of Fire in the Control and Spread of Invasive Species*. Fire Conference 2000: the First National Congress on Fire Ecology, Prevention and Management. Miscellaneous Publication, No.11., Tall Timbers Research Station, Tallahassee, pp. 40-65.
- Greipsson S. & DiTommaso A. (2006). Invasive non-native plants alter the occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi and benefit from this association. *Ecological Restoration* **24**: 236-241.
- Grilz P.L. & Romo J.T. (1994). Water relations and growth of *Bromus inermis* Leyss. (Smooth Brome) following spring or autumn burning in a fescue prairie. *American Midland Naturalist* **132**: 340-348.
- Grime J.P., Hodgson J.G. & Hunt R. (1988). *Comparative Plant Ecology. A functional approach to common British species*. Unwin Hyman Ltd., London.
- Hahn I. (2001) Nyílt homoki gyepeben élő fajok aktív gyökérszónájának vizsgálata. In: Borhidi A. & Botta-Dukát Z. (szerk.) *Ökológia az ezredfordulón I. Konceptió, hosszú távú kutatások*. MTA, Budapest, pp. 165-166.
- Hale A., Tonsor S. J. & Kalisz S. (2011). Testing the mutualism disruption hypothesis: physiological mechanisms for invasion of intact perennial plant communities. *Ecosphere* **2**:110.

- Hargitai Z. (1940). Nagykőrös növényvilága. II. A homoki növénytársulások. *Botanikai Közlemények* **37**: 205-240.
- Harrison MJ. (1997). The arbuscular mycorrhizal symbiosis: an underground association. *Trends in Plant Science* **2**: 54-60
- Harrison MJ & van Buuren ML (1995). A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Nature* **378**: 626-629.
- Hawkes C. W., Belnap J., D'Antonio C. & Firestone M. K. (2006). Arbuscular mycorrhizal assemblages in native plant roots change in the presence of invasive exotic grasses. *Plant and Soil* **281**: 369-380.
- Házi J. & Bartha S. (2002). The role of *Calamagrostis epigeios* in the succession of abandoned vineyards in the Western Cserhát, Hungary. 3rd European Conference on Restoration Ecology, Conference Abstracts, p. 126.
- Hierro J.L., Maron J.L. & Callaway R.M. (2005). A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology* **93**: 5-15.
- Hildebrandt U., Regvar M., & Bothe H. (2007). Arbuscular mycorrhiza and heavy metal tolerance. *Phytochemistry* **68**: 139-146.
- Hoeksema J.D., Chaudhary V.B., Gehring C.A., Johnson N.C., Karst J., Koide R.T., Pringle A., Zabinski C., Bever J.D., Moore J.C., Wilson, G.W.T., Klironomos J.N. & Umbanhowar J. (2010). A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology Letters* **13**: 394-407.
- Holm L.G., Plucknett D.L., Pancho J.V. & Herberger J.P. (1977). *The World's Worst Weeds. Distribution and Biology*. The University Press of Hawaii, Honolulu, pp. 25-61.
- Holub P. (2002). The expansion of *Calamagrostis epigeios* into alluvial meadows: comparison of aboveground biomass in relation to water regimes. *Ekológia (Bratislava)* **21**: 27-37.
- Horton J.L. & Neufeld H.S. (1998). Photosynthetic responses of *Microstegium vimineum* (Trin.) A. Camus, a shade-tolerant, C₄ grass, to variable light environments. *Oecologia* **114**: 11-19.
- Horváth A. (1998). A mezőföldi fátlan löszvegetáció florisztikai és cönológiai jellemzése. *Kitaibelia* **1**: 91-94.
- Horváth A. (2000). A mezőföldi löszvegetáció terminológiai szerveződése. PhD. értekezés (kézirat). Szegedi Tudományegyetem.

- Hunyadi K. (1988). (szerk.) *Szántóföldi gyomnövények és biológiájuk*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, pp. 13-14., 232-233., 242-243., 254-256.
- Hurst A. & John E. (1999). The biotic and abiotic changes associated with *Brachypodium pinnatum* dominance in chalk grassland in south-east England. *Biological Conservation* **88**: 75-84.
- Janos D. P. (2007). Plant responsiveness to mycorrhizas differs from dependence upon mycorrhizas. *Mycorrhiza*, **17**(2): 75–91.
- Jayne B. & Quigley M. (2014). Influence of arbuscular mycorrhiza on growth and reproductive response of plants under water deficit: a meta-analysis. *Mycorrhiza* **24**: 109-119.
- Kalapos T. (1989). Drought adaptive plant strategies in a semiarid sandy grassland. *Abstracta Botanica* **13**: 1-15.
- Kalapos T. (1991). C3 and C4 grasses of Hungary: environmental requirements, phenology and role in the vegetation. *Abstracta Botanica* **15**: 83-88.
- Kalapos T. (1994). Homokpusztagyepi növények fotoszintézisének és vízforgalmának vizsgálata, különös tekintettel az időszakos szárazság hatására. Kandidátusi értekezés, ELTE, Budapest, kézirat, pp. 147
- Kalapos T. & Csontos P. (2003). Variation in structural and functional leaf characteristics of manna ash (*Fraxinus ornus* L.) populations growing in ecologically contrasting habitats. *Plant Biosystems* **137**: 73-82.
- Kárpáti I. & Kárpáti V. (1955). The aspects of the calciphilous turf (*Festucetum vaginatae danubiale*) in the environs of Vácrátót in 1952. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* **1**: 129-157.
- Keane R. M. & Crawley M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* **17**: 164-170.
- Kelly S. A., Panhuis T. M., Stoeckl A. M. (2012). Phenotypic plasticity: molecular mechanisms and adaptive significance. *Comprehensive Physiology* **2**: 1417–39.
- Kitao M., Lei T. T., Koike T., Tobita H. & Maruyama Y. (2000). Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant, Cell & Environment* **23**: 81–89.
- Klimeš L. & Klimešová J. (2001). The effects of mowing and fertilisation on carbohydrate reserves and regrowth of grasses: do they promote plant coexistence in species-rich meadows? *Evolutionary Ecology* **15**: 363-382.

- Klironomos J. (2000). Host-specificity and functional diversity among arbuscular mycorrhizal fungi. In: Bell, C.R., M. Brylinski and P. Johnson-Green. (eds.) *Microbial Biosystems: New Frontiers. Proceedings of the 8th International Symposium of Microbial Ecology*, Halifax, NS, Canada. Atlantic Canada Society for Microbial Ecology. pp. 845-851.
- Klironomos J.N. (2002). Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature* **417**: 67-70.
- Klironomos J.N. (2003). Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology* **84**: 2292–2301.
- Koske R.D., Gemma J.N. & Flynn T. (1992). Mycorrhizae in Hawaiian angiosperms: a survey with implications for the origin of the native flora. *American Journal of Botany* **79**: 853-862.
- Kourtev P.S., Ehrenfeld J.G. & Häggblom M. (2002). Exotic plant species alter the microbial community structure and function in the soil. *Ecology* **83**: 3152-3166.
- Kovács M.G. (2008). Magyarországi növények mikorrhizáltsági vizsgálatának összefoglalása. Mit mondhatnak ezek az adatok? *Kitaibelia* **13**: 62-73.
- Kovács M.G. & Bagi I. (2001). Mycorrhizal status of plants in a mixed deciduous forest from the Great Hungarian Plain with special emphasis on the potential mycorrhizal partners of *Terfezia terfezioides* (Matt.) Trappe (Pezizales). *Phyton (Horn, Austria)* **41**: 161-168.
- Kovács M.G. & Szigetvári Cs. (2002). Mycorrhizae and other root-associated fungal structures of the plants of a sandy grassland on the Great Hungarian Plain. *Phyton (Horn, Austria)* **42**: 211-223.
- Kovács-Láng E. (1970). Fractional humus investigation of soils under sward communities (*Festucetum vaginatae danubiale*, *Festucetum wagneri*) growing on sandy sites. *Annal. Univ. Sci. Bud., Sect. Biol.* **12**: 163-170.
- Kovács-Láng E. (1974). Examination of dynamics of organic matter in a perennial open sandy steppe meadow (*Festucetum vaginatae danubiale*) at the Csévharaszt IBP sample area (Hungary). *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* **20**: 309-326.
- Kovács-Láng E. (1975). Distribution and dynamics of phosphorus, nitrogen and potassium in perennial open sandy steppe-meadow (*Festucetum vaginatae danubiale*). *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* **21**: 77-90.
- Kovács-Láng E., Kröel-Dulay Gy. & Rédei T. (2005). A klímaváltozás hatása a természetközeli erdőssztyepp ökoszisztémákra. *Magyar Tudomány* **2005/7**: 812-817.
- Kovács-Láng E., Lhotsky B., Lellei-Kovács E., Kröel-Dulay Gy., Kalapos T., Rajkai K., Mojzes A., Garadnai J. & Barabás S. (2006). Precipitation, water availability and

- ecosystem functions in a sand forest steppe. Poster Abstracts of The EPRECOT Workshop, 22-25 May 2006, Helsingor, Denmark, p. 15.
- Kovács-Láng E., Molnár E., Kröel-Dulay Gy., Barabás S.(eds.) (2008). *The KISKUN LTER: Long-term ecological research in the Kiskunság*. Hungary Institute of Ecology and Botany, HAS.
- Kovács-Láng E., Kröel-Dulay Gy., Kertész M., Fekete G., Bartha S., Mika J., Dobi-Wantuch I., Rédei T., Rajkai K. & Hahn I. (2000). Changes in the composition of sand grasslands along a climatic gradient in Hungary and implications for climate change. *Phytocoenologia* **30**: 385-407.
- Körmöczy L., Bodrogek Gy. & Horváth I. (1981). Investigation of biological production and bioclimate of sandy grasslands in Bugac (Great Hungarian Plain between Danube and Tisza). *Acta Biologica Szegediensis* **27**: 55-69.
- Krause G. H., Koroleva O. Y., Dalling J. W. & Winter K. (2001). Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant, Cell & Environment* **24**: 1345–1352.
- Kristek S., Kristek A., & Pavlović H. (2005). The influence of mycorrhizal fungi (*Glomus* sp.) on field pea plant survival and growth in drought caused stress conditions. *Plant, Soil and Environment* **51**: 385-389.
- Kun A. (2001). Analysis of precipitation year types and their regional frequency distributions in the Danube-Tisza Mid-Region, Hungary. *Acta Botanica Hungarica* **43**: 175-187.
- Lehmann C. & Rebele F. (2005). Phenotypic plasticity in *Calamagrostis epigejos* (Poaceae): response capacities of genotypes from different populations of contrasting habitats to a range of soil fertility. *Acta Oecologica* **28**: 127-140.
- Lingfei L., Anna Y. & Zhiwei Z. (2005). Seasonality of arbuscular mycorrhizal symbiosis and dark septate endophytes in a grassland site in southwest China. *FEMS Microbiology Ecology* **54**: 367- 373.
- Lövei G. (1997). Global change through invasion. *Nature* **388**: 627-628.
- Lugo M.A, González Maza M.E. & Cabello M.N. (2003). Arbuscular mycorrhizal fungi in a mountain grassland II: Seasonal variation of colonization studied, along with its relation to grazing and metabolic host type. *Mycologia* **95**: 407-415.
- Mack R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* **10**: 689-710.

- Magyar P. (1933). A homokfásítás és növénytársasági alapjai. *Erdészeti Kísérletek* **35**: 139-198.
- Marler M. J., Zabinski C. A. & Callaway R. M. (1999). Mycorrhizae indirectly enhance competitive effects of an invasive forb on a native bunchgrass. *Ecology* **80**: 1180-1186.
- Mátyás Cs. & Czimmer K. (2004). A zonális alsó erdőhatár klímaérzékenysége Magyarországon – előzetes eredmények. In: Mátyás Cs. & Vig P. (szerk.) *Erdő és klíma*. IV. kötet. NyME, Sopron, pp. 35-44.
- Maxwell K. & Johnson G.N. (2000). Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany* **51**: 659-668.
- Meinhardt K. A. & Gehring C. A. (2012). Disrupting mycorrhizal mutualisms: a potential mechanism by which exotic tamarisk outcompetes native cottonwoods. *Ecological Applications* **22**: 532-549.
- Merryweather J. & Fitter A. H. (1998). The arbuscular mycorrhizal fungi of *Hyacinthoides non-scripta* II. Seasonal and spatial patterns of fungal populations. *New Phytologist* **138**: 131-142.
- Mihály B. & Botta-Dukát Z. (2004). *Biológiai Inváziók Magyarországon. Özönnövények*. KvVM Természetvédelmi Hivatalának tanulmánykötetei 9.
- Mihály B. & Demeter A. (2003). *Invasive Alien Species in Hungary*. National Ecological Network Vol. 6. Authority for Nature Conservation, Ministry of Environment and Water, Budapest.
- Millennium Ecosystem Assessment, (2005). *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Mitchell C., Agrawal A. A., Bever J. D., Gilbert G. S., Hufbauer R. A., Klironomos J. N., Maron J. L., Morris W. F., Parker I. M., Power A. G., Seabloom E. W., Torchin M. E. & Vázquez D. P. (2006). Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters* **9**: 726-740.
- Miransari M., Bahrami H. A., Rejali F. & Malakouti M. J. (2008). Using arbuscular mycorrhiza to alleviate the stress of soil compaction on wheat (*Triticum aestivum* L.) growth. *Soil Biology and Biochemistry* **40**: 1197- 1206.
- Mojzes A., Kalapos T. & Virág K. (2003). Plasticity of leaf and shoot morphology and leaf photochemistry for *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. growing in contrasting microenvironments in a semiarid loess forest-steppe vegetation mosaic. *Flora* **198**: 304-320.

- Mojzes A., Kalapos T. & Virágh K. (2005). Leaf anatomical plasticity of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. growing in contrasting microenvironments in a semiarid loess forest-steppe vegetation mosaic. *Community Ecology* **6**: 49-56.
- Moles A., Gruber M. & Bonser S. (2008). A new framework for predicting invasive plant species. *Journal of Ecology* **96**: 13-17.
- Molnár E (2003). The growth of *Brachypodium pinnatum* (L.) P.B. in heterogenous environment. I. Morphological characteristics. *Botanikai Közlemények* **90**: 19-34.
- Molnár Zs., Fekete G., Biró M. & Kun A. (2008). A Duna-Tisza közti homoki sztyepprétek történeti tájökológiai jellemzése. In: Kröel-Dulay Gy., Kalapos T. & Mojzes A. (szerk.): *Talaj - vegetáció - klíma kölcsönhatások. Köszöntjük a 70 éves Láng Editet*. MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 39-55.
- Molnár Zs., Biró M., Bartha S. & Fekete G. (2012). Past trends, present state and future prospects of Hungarian forest-steppes. In: Werger, M.J.A. and M.A.van Staaldin (eds.) *Eurasian Steppes. Ecological Problems and Livelihoods in a Changing World*. Plant and Vegetation, vol. 6. Springer, Dordrecht. pp. 209-252.
- Moora M., Berger S., Davison J., Öpik M., Bommarco R., Bruehlheide H., Kühn I., Kunin W. E., Metsis M., Rortais A., Vanatoa A., Vanatoa E., Stout J. C., Truusa M., Westphal C., Zobel M. & Walther G.-R. (2011). Alien plants associate with widespread generalist arbuscular mycorrhizal fungal taxa: evidence from a continental-scale study using massively parallel 454 sequencing. *Journal of Biogeography* **38**: 1305-1317.
- Moore P. D. (2000) Alien invaders. *Nature* **403**: 492-493.
- Mummey D.L. & Rillig (2006). The invasive plant species *Centaurea maculosa* alters arbuscular mycorrhizal fungal communities in the field. *Plant and Soil* **288**: 81-90.
- Mummey D. L., Rillig M. C. & Holben W. E. (2005). Neighboring plant influences on arbuscular mycorrhizal fungal community composition as assessed by T-RFLP analysis. *Plant and Soil* **271**: 83-90.
- Murchie E. H. & Horton P. (1997). Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. *Plant, Cell & Environment* **20**: 438-448.
- Newsham K. K., Fitter A. H. & Watkinson A. R. (1995). Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Trends in Ecology and Evolution* **10**: 407-411.
- Nijjer S., William E. R. & Siemann E. (2004). The effect of mycorrhizal inoculum on the growth of five native tree species and the invasive Chinese Tallow tree (*Sapium sebiferum*). *Texas Journal of Science* **56**: 357-368.

- Niu H.-b., Liu W.-x., Wan F.-h. & Liu B. (2007). An invasive aster (*Ageratina adenophora*) invades and dominates forest understories in China: altered soil microbial communities facilitate the invader and inhibit natives. *Plant and Soil* **294**: 73-85.
- Oborny B & Bartha S. (1998). Formakincs és közösségszerveződés a növénytársulásokban: a klonális növények szerepe. In: *A közösségi ökológia frontvonalai* (szerk. Fekete G.). Scientia Kiadó, Budapest, pp. 59-86.
- Pate J.S. (1994). The mycorrhizal associations: just one of many nutrient acquiring specializations in natural ecosystems. *Plant and Soil* **159**: 1-10.
- Pécsi M. (1967). Duna-Tisza közti Hátság. A felszín kialakulása és mai képe. In: Pécsi M. (szerk.) Magyarország tájféldrajza I. A dunai Alföld. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 214-221.
- Pimentel D., Zuniga R. & Morrison D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* **52**: 273-288.
- Pirozynski K.A. & Malloch D.W. (1975). The origin of land plants: a matter of mycotrophism. *BioSystems* **6**: 153-164.
- Prach K. & Pyšek P. (2001). Using spontaneous succession for restoration of human-disturbed habitats: Experience from Central Europe. *Ecological Engineering* **17**: 55-62.
- Price T. D., Qvarnström A., & Irwin D. E. (2003). The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* **270**: 1433–1440.
- Pringle A., Bever J.D., Gardes M., Parrent J. L., Rillig M. C. & Klironomos J. N. (2009). Mycorrhizal symbioses and plant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics* **40**: 699-715.
- Pyšek P. & Prach K. (1993). Plant invasions and the role of riparian habitats: a comparison of four species alien to central Europe. *Journal of Biogeography* **20**: 413-420.
- Pyšek P. & Richardson D. M. (2007). Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? In: Nentwig, W. (ed.): *Biological Invasions*. Springer Verlag, Heidelberg. pp. 97-125.
- Quinn G.P. & Keough JM (2002). *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, NewYork.
- R Development Core Team (2009). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.

- Rapparini F. & Peñuelas J. (2014). Mycorrhizal fungi to alleviate drought stress on plant growth. In: Miransari, M. (ed.): *Use of microbes for the alleviation of soil stresses*, Vol. 1. Springer Science+Business Media, New York. pp. 21-42.
- Rebele F. (1996). *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth auf anthropogenen Standorten – ein Überblick. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* **26**: 753-763.
- Rebele F. & Lehmann C. (2001). Biological Flora of Central Europe: *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth. *Flora* **196**: 325-344.
- Rebele F. & Lehmann C. (2002). Restoration of a landfill site in Berlin, Germany by spontaneous succession. *Restoration Ecology* **10**: 340-347.
- Reeves F. B., Wagner D., Moorman T. & Kiel J. (1979). The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid west. I. A comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed vs. natural environments. *American Journal of Botany* **66**: 6-13.
- Reinhart K. O. & Callaway R. M. (2006). Soil biota and invasive plants. *New Phytologist* **170**: 445-457.
- Rejmánek M. & Richardson DM: (1996). What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* **77**: 1655-1661.
- Reznick D.N. & Ghalambor C.K. (2001). The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetica* **112-113**: 183-198.
- Richards Ch.L., Bossdorf O., Muth N.Z., Gurevitch J. & Pigliucci M. (2006). Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters* **9**: 981-993.
- Richardson D. M., Allsopp N., D'Antonio C. M., Milton S. J. & Rejmánek M. (2000). Plant invasions - the role of mutualism. *Biological Review* **75**: 65-93.
- Richardson D., & Pyšek P. (2006). Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* **3**: 409–431.
- Rillig M. C. (2004). Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. *Ecology Letters* **7**: 740-754.
- Roberts K.J. & Anderson R.C. (2001). Effect of garlic mustard [*Alliaria petiolata* (Beib. Cavara&Grande)] extracts on plants and arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. *American Midland Naturalist* **146**: 146-152.
- Roden J.S., Wiggings D.J. & Ball M.C. (1997). Photosynthesis and growth of two rain forest species in simulated gaps under elevated CO₂. *Ecology* **78**: 385-393.

- Rydlová J. & Vosátka M. (2001). Associations of dominant plant species with arbuscular mycorrhizal fungi during vegetation development on coal mine spoil banks. *Folia Geobotanica* **36**: 85-97.
- Sage R.F. & McKown A.D. (2006). Is C₄ photosynthesis less phenotypically plastic than C₃ photosynthesis? *Journal of Experimental Botany* **57**: 303-317.
- Sanon A., Beguiristain T., Cébron A., Berthelin J., Sylla, S. N. & Duponnois R. (2012). Differences in nutrient availability and mycorrhizal infectivity in soils invaded by an exotic plant negatively influence the development of indigenous *Acacia* species. *Journal of Environmental Management* **95**: S275-S279.
- Sánchez-Castro I., Ferrol N., Cornejo P. & Barea J.-M. (2012). Temporal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi colonizing roots of representative shrub species in a semi-arid Mediterranean ecosystem. *Mycorrhiza* **22**: 449-460.
- Schmotzer A. & Vojtkó A. (1997). Félcsászár gyepek bükk állományainak cönológiai összevetése az eredeti erdőállományok aljnövényzetével. *Kitaibelia* **2(2)**: 304.
- Schüßler A. & Walker C. (2010). The Glomeromycota: a species list with new families and genera. In: Edinburgh & Kew, UK: The Royal Botanic Garden; Munich, Germany: Botanische Staatssammlung Munich; Oregon, USA: Oregon State University. URL: <http://www.amf-phylogeny.com>. ISBN-13: 978-1466388048; ISBN-10: 1466388048.
- Seifert, E. K., Bever, J. D. & Maron, J. L. (2009): Evidence for the evolution of reduced mycorrhizal dependence during plant invasion. *Ecology* **90**: 1055-1062.
- Sedláková I. & Fiala K. (2001). Ecological degradation of alluvial meadows due to expanding *Calamagrostis epigejos*. *Ekológia (Bratislava)* **20** (Suppl. 3): 226-333.
- Seifert E. K., Bever J. D. & Maron J. L. (2009). Evidence for the evolution of reduced mycorrhizal dependence during plant invasion. *Ecology* **90**: 1055-1062.
- Sendtko A. (1999). Die Xerotherm vegetation brachgefallener Rebflächen im Raum Tokaj (Nordost-Ungarn) – Pflanzen- soziologische und populationsbiologische Untersuchungen zur Sukzession. *Phytocoenologia* **29**: 345-448.
- Shah M. A., Reshi Z. A. & Khasa D. (2009a). Arbuscular mycorrhizal status of some Kashmir Himalayan alien invasive plants. *Mycorrhiza* **20**: 67-72.
- Shah M.A., Z.A. Reshi & Khasa D.P. (2009b). Arbuscular mycorrhizas: drivers or passengers of alien plant invasion. *The Botanical Review* **75**: 397-417.
- Sigüenza C., Espejel I. & Allen E.B. (1996). Seasonality of mycorrhizae in coastal sand dunes of Baja California. *Mycorrhiza* **6**: 151-157.

- Simberloff D. & Von Holle B. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* **1**: 21-32.
- Simon T. (2000). *A magyarországi edényes flóra határozója*. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
- Simon T. & Batanouny K.H. (1971). Qualitative and quantitative studies on the root system of *Festucetum vaginatae*. *Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis de Rolando Eötvös Nominatae - Sectio biologica*. **13**: 155-171.
- Sims D.A. & Pearcy R.W. (1992). Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light. *American Journal of Botany* **79**: 449-455.
- Smith F.A. & Smith S.E. (1996). Mutualism and parasitism: diversity in function and structure in the 'Arbuscular' (VA) mycorrhizal symbiosis. *Advances in Botanical Research* **22**: 1-43.
- Smith M.D., Hartnett D.C., & Wilson G.W.T. (1999). Interacting influence of mycorrhizal symbiosis and competition on plant diversity in tallgrass prairie. *Oecologia* **121**: 574-582.
- Smith S.E., & Read D. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis -Third Edition*. Academic Press, London, UK.
- Smith S. E., & Smith F. A. (2011). Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual review of plant biology* **62**: 227-50.
- Somodi I., Virágh K. & Aszalós R. (2004). The effect of the abandonment of grazing on the mosaic of vegetation patches in a temperate grassland area in Hungary. *Ecological Complexity* **1**: 177-189.
- Somodi I., Virágh K., & Podani J. (2008). The effect of the expansion of the clonal grass *Calamagrostis epigejos* on the species turnover of a semi-arid grassland. *Applied Vegetation Science* **11**: 187-192.
- Soó R. (1931). A magyar puszta fejlődéstörténetének problémája. *Földrajzi Közlemények* **59**: 1-15.
- Soó R. (1973). A Magyar flóra és vegetáció rendszertani és növényföldrajzi kézikönyve (Synopsis Systematico-Geobotanica Florae Vegetationisque Hungariae). Tomus V. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 266-267., 285-287., 405-406., 429-430., 446.
- Szodfridt I. (1969). Borókás-nyárasok Bugac környékén. *Botanikai Közlemények* **56**: 159-165.

- Stampe E. D. & Daehler C. (2003). Mycorrhizal species identity affects plant community structure and invasion: a microcosm study. *Oikos* **100**: 362-372.
- Standovár T. & Primack R.B. (2001). *A természetvédelmi biológia alapjai* (ed: Oláh Zs.). Nemzeti tankönyvkiadó, Budapest, Hungary.
- Stefanovits P. (1992). *Talajtan*. Mezőgazda Kiadó, Budapest, 4. kiadás, pp. 199-200.
- Steinlein T. (2013). Invasive alien plants and their effects on native microbial soil communities. *Progress in Botany* **74**: 293-319.
- Stinson K. A., Campbell S. A., Powell J. R., Wolfe B. E., Callaway R. M. Thelen G. C., Hallett S. G., Prati D. & Klironomos J. N. (2006). Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms. *PLoS Biology* **4**e140.
- Stránská M. (2004). Successional dynamics of *Cynosurus* pasture after abandonment in Podkronoší. *Plant Soil and Environment* **50**: 364-370.
- Strauss-Debenedetti S. & Bazzaz F. A. (1991). Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. *Oecologia* **87**: 377-387.
- Süss K., Strom C., Zehm A. & Schwabe A. (2004). Succession in inland sand ecosystems: Which factors determine the occurrence of the tall grass species *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth and *Stipa capillata* L.? *Plant Biology* **6**: 465-476.
- Takács T. & Vörös I. (2003). Az arbuszkuláris mikorrhiza gombák szerepe gazdanövényük víz- és tápanyagellátásában. *Növénytermelés* **52**: 583-593.
- Tamás J. (2001). Tűz utáni szukcesszió vizsgálata feketefenyvesekben. PhD értekezés, ELTE, Budapest (kézirat), 140 pp.
- ten Harkel, M.J. & van der Meulen, F. (1995). Impact of grazing and atmospheric nitrogen deposition on the vegetation of dry coastal dune grasslands. *Journal of Vegetation Science* **6**: 445-452.
- Terpó A., Zajac M. & Zajac, A. (1999). Provisional list of Hungarian archaeophytes. *Thaiszia* **9**: 41-47.
- Török K., Botta-Dukát Z., Dancza I., Németh I., Kiss J., Mihály B. & Magyar D. (2003). Invasion gateways and corridors in the Carpathian Basin: biological invasions in Hungary. *Biological Invasions* **5**: 349-356.
- Török P., Matus G., Papp M. & Tóthmérész B. (2008). Secondary succession in overgrazed Pannonian sandy grasslands. *Preslia* **80**: 73-85.
- Trouvelot A., Kough J. L. & Gianinazzi-Pearson V. (1986). Mesure du taux de mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de méthodes d'estimation ayant une

- signification fonctionnelle. In: Gianinazzi-Pearson V, Gianinazzi S, eds. *Physiological and genetical aspects of mycorrhizae*. Paris: INRA Press, 217–221.
- Tuba Z. (1984). Homokpusztagyep-fajok fotoszintézis-ökológiája. Kandidátusi értekezés, MTA ÖBKI, Vácrátót, kézirat.
- Turnau K., Anielska T., Ryszka P., Gawronski S., Ostachowicz B. & Jurkiewicz A. (2008). Establishment of arbuscular mycorrhizal plants originating from xerothermic grasslands on heavy metal rich industrial wastes – new solution for waste revegetation. *Plant and Soil* **305**: 267-280.
- Valéry L., Fritz H., Lefeuvre J-C. & Simberloff D. (2008). In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions* **10**: 1345-1351.
- Valéry L., Fritz H., Lefeuvre J-C., Simberloff D. (2009). Ecosystem-level consequences of invasions by native species as a way to investigate relationships between evenness and ecosystem function. *Biological Invasions* **11**:609-617.
- van der Heijden M. G. A., Klironomos J. N., Ursic M., Moutoglis P. M., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A. & Sanders I.R. (1998). Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* **396**: 69-72.
- van der Heijden M.G.A., Wiemken A. & Sanders I.R. (2003). Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between co-occurring plant. *New Phytologist* **157**: 569-578.
- van der Putten W. H., Kowalchuk G. A., Brinkman E. P., Doodeman G. T. A., van der Kaaij R. M., Kamp A. F. D., Menting F. B. J. & Veenendaal E. M. (2007). Soil feedback of exotic savanna grass relates to pathogen absence and mycorrhizal selectivity. *Ecology* **88**: 978-988.
- van der Staaij J., Rozema A., van Beem A. & Aerts E. (2001). Increased solar UV-B radiation may reduce infection by arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in dune grassland plants: evidence from five years of field exposure. *Plant Ecology* **154**: 171-177.
- Veres Sz., Mészáros I., Tóth V. R., Mile O. & Ács G. (1999). Photosynthetic acclimation of some monocot and dicot species to abiotic stress factors in a semiarid grass- land. In: Ferieciková, D., Gáborcik, N., Ondrásek, L., Uhliarová, E. & Zimková, M. (eds.): *Grassland Ecology V. Proc. 5th Ecological Conference*. 1999. November 23–25., Banská Bystrica, 48–57. – Grassland and Mountain Agriculture Research Institute, 2000.
- Vilà M. & Weiner J. (2004). Are invasive plant species better competitors than native plant species? - evidence from pair-wise experiments. *Oikos* **105**: 229- 238.

- Virágh K. (2002). Vegetációdinamikai kutatások. In: Fekete G. (szerk.) *A Magyar Tudományos Akadémia Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete 50 éve. 1952-2002*. MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót, pp. 65-93.
- Virágh K. & Bartha S. (1998). Interspecific associations in different successional stages of *Brachypodium pinnatum* grassland after deforestation in Hungary. *Tiscia* **31**: 3-12.
- Vitousek P. M., D'Antonio C. M., Loope L. L., Rejmánek M. & Westbrooks R. (1997). Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* **21**: 1-16.
- Vogelsang K. M. & Bever J. D. (2009). Mycorrhizal densities decline in association with nonnative plants and contribute to plant invasion. *Ecology* **90**: 399-407.
- Vogelsang K. M., Bever J. D., Griswold M. S. P. & Schultz P. A. (2004). *The Use of Mycorrhizal Fungi in Erosion Control Applications*. Sacramento, CA, USA: California Department of Transportation. 150p.
- von Caemmerer S. & Farquhar G. D. (1981). Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* **153**: 376-384.
- Wang B. & Qiu Y.-L. (2006). Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* **16**: 299-363.
- Wilson G. W. T. & Hartnett D. (1998). Interspecific variation in plant responses to mycorrhizal colonization in tallgrass prairie. *American Journal of Botany* **85**: 1732-1738.
- Wilson G. W., Hickman K. R. & Williamson M. M. (2012). Invasive warm-season grasses reduce mycorrhizal root colonization and biomass production of native prairie grasses. *Mycorrhiza* **22**: 327-336.
- Wolfe B.E. & Klironomos J.N. (2005). Breaking new ground: soil communities and exotic plant invasion. *BioScience* **55**: 477-487.
- Wu Q.-S. & Xia R.-X. (2006). Arbuscular mycorrhizal fungi influence growth, osmotic adjustment and photosynthesis of citrus under well-watered and water stress conditions. *Journal of Plant Physiology* **163**: 417-425.
- Yamashita N., Ishida A., Kushima H. & Tanaka N. (2000). Acclimation to sudden increase in light favoring an invasive over native trees in subtropical islands, Japan. *Oecologia* **125**: 412-419.
- Yamashita N., Koike N. & Ishida A. (2002). Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status. *Plant, Cell & Environment* **25**: 1341- 1356.

- Zangerl A.R. & Bazzaz F.A. (1983). Plasticity and genotypic variation in photosynthetic behaviour of an early and late successional species of *Polygonum*. *Oecologia* **57**: 270-273.
- Zeileis A. (2004). Econometric computing with HC and HAC covariance matrix estimators. *Journal of Statistical Software* **11**: 1-17.
- Zeileis A. (2006). Object oriented computation of sandwich estimators. *Journal of Statistical Software* **16**: 1-16.
- Zhang Q., Yao L. J., Yang L. Y., Tang J. J. & Chen X. (2007). Potential allelopathic effects of an invasive species *Solidago canadensis* on the mycorrhizae of native plant species. *Allelopathy Journal* **20**: 71-78.
- Zhang Q., Yang R., Tang J., Yang H., Hu S. & Chen X. (2010). Positive feedback between mycorrhizal fungi and plants influences plant invasion success and resistance to invasion. *PLoS ONE* **5**: e12380.
- Zhu X. C., Song F. B., Liu S. Q., Liu T. D., & Zhou X. (2012). Arbuscular mycorrhizae improves photosynthesis and water status of *Zea mays* L. under drought stress. *Plant, Soil and Environment* **58**: 186-191.
- Zólyomi B. & Fekete G. (1994). The Pannonian loess steppe: differentiation in space and time. *Abstracta Botanica* **18(1)**: 29-41.
- Zólyomi B., Kéri M. & Horváth F. (1997). Spatial and temporal changes in the frequency of climatic year types in the Carpathian Basin. *Coenoses* **12**: 33-41.
- Zsolt J. (1943). A Szent-Endrei sziget növénytakarója. *Index Horti Bot. Univ. Budapest.* **6**: 1-18.

X. FÜGGELÉK

H II/1	F%	SEM	M%	SEM	a%	SEM	A%	SEM	v%	SEM	V%	SEM
<i>Cynodon dactylon</i> (C ₄)	93	3	53	10	3	1	1	0	11	2	6	2
<i>Bothriochloa ischaemum</i> (C ₄)	99	1	67	6	50	5	33	4	10	1	7	1
<i>Chrysopogon gryllus</i> (C ₄)	100	0	91	1	51	4	47	4	24	2	22	2
<i>Calamagrostis epigeios</i> (C ₃)	97	1	23	3	10	3	2	1	8	2	2	0
<i>Brachypodium pinnatum</i> (C ₃)	99	1	52	7	68	3	36	7	21	2	10	1
<i>Bromus inermis</i> (C ₃)	98	2	55	12	30	5	18	6	14	4	9	4

F. 1. táblázat. A 2. esettanulmány 1. vizsgálatban (H II/1) számolt mikorrhizáltsági mutatók átlagai és az átlagok standard hibája.

H II/2	F%	SEM	M%	SEM	a%	SEM	A%	SEM	v%	SEM	V%	SEM
<i>Calamagrostis epigeios</i>	99	1	73	6	59	6	44	8	3	1	2	0
<i>Cynodon dactylon</i>	80	3	23	2	16	4	3	1	4	1	1	0
<i>Festuca vaginata</i> , természetközeli	98	1	70	5	60	3	42	3	10	3	7	2
<i>Festuca vaginata</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> dominálta	96	2	50	4	31	3	16	3	8	2	4	1
<i>Festuca vaginata</i> , <i>Cynodon dactylon</i> dominálta	92	3	44	5	32	3	14	3	8	2	4	1
<i>Stipa borysthénica</i> , természetközeli	97	1	38	10	5	1	2	1	9	1	4	1
<i>Stipa borysthénica</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> dominálta	84	5	29	6	7	3	2	1	6	1	2	1
<i>Stipa borysthénica</i> , <i>Cynodon dactylon</i> dominálta	69	6	6	1	6	4	0	0	2	1	0	0

F.2. táblázat. A 2. vizsgálatban (H II/2) számolt mikorrhizáltsági mutatók átlagai és az átlagok standard hibája.

<i>D. alpina</i>	Hatás	Variancia (%)	F	P
Teljes növény tömege (g)	Szárazság	60,7	43,46	<0,0001
	Talajsterilizálás	19,5	13,94	0,0022
	Interakció	1,1	0,81	0,3829
Gyökér tömege (g)	Szárazság	73,3	40,15	<0,0001
	Talajsterilizálás	<0,1	<0,01	0,9932
	Interakció	1,1	0,63	0,442
Szár tömege (g)	Szárazság	<0,1	0,04	0,8519
	Talajsterilizálás	61,3	34,82	<0,0001
	Interakció	13,6	7,72	0,0148
Levél tömege (g)	Szárazság	27,3	23,93	0,0002
	Talajsterilizálás	56,7	49,7	<0,0001
	Interakció	0,8	0,74	0,4048
Hajtás tömege (g)	Szárazság	24,2	19,67	0,0006
	Talajsterilizálás	58,6	47,72	<0,0001
	Interakció	0,6	0,49	0,4969
RWR	Szárazság	4,2	3,13	0,0985
	Talajsterilizálás	69,5	51,41	<0,0001
	Interakció	7,3	5,43	0,0353
SWR	Szárazság	4	3,13	0,0985
	Talajsterilizálás	65,5	51,41	<0,0001
	Interakció	6,9	5,43	0,0353
StWR	Szárazság	10,1	4,01	0,0649
	Talajsterilizálás	42,9	17,11	0,001
	Interakció	7,3	2,92	0,1095
LWR	Szárazság	2,1	2,05	0,1739
	Talajsterilizálás	71,6	70,22	<0,0001
	Interakció	6,3	6,2	0,026
LA (m ²)	Szárazság	27,6	25,88	0,0002
	Talajsterilizálás	57,4	53,78	<0,0001
	Interakció	1,3	1,23	0,2855
LAR (m ² /kg)	Szárazság	0,5	0,55	0,4701
	Talajsterilizálás	76,5	82,73	<0,0001
	Interakció	4,8	5,16	0,0395
RGR	Szárazság	27	60,61	<0,0001
	Talajsterilizálás	64,2	144,1	<0,0001
	Interakció	6,1	13,71	0,0024

F.3. táblázat. A *Danthonia alpina* biomasszáját, biomassza-allokációját, levélterületét és növekedési ütemét leíró változókon végzett kétszemponos variancia-analízis eredményei. Rövidítések a 7. táblázatnak megfelelően. Szignifikancia határa $P < 0,05$, a szignifikáns hatást félkövér P emeli ki.

<i>C. epigeios</i>	Hatás	Variancia (%)	F	P
Teljes növény tömege (g)	Szárazság	49,4	17,42	0,0009
	Talajsterilizálás	8,4	3	0,1076
	Interakció	3,5	1,25	0,2823
Gyökér tömege (g)	Szárazság	31,5	8,09	0,013
	Talajsterilizálás	9,3	2,38	0,145
	Interakció	4,7	1,21	0,2893
Szár tömege (g)	Szárazság	56,5	25,63	0,0002
	Talajsterilizálás	12,4	5,62	0,0327
	Interakció	<0,1	0,01	0,9153
Levél tömege (g)	Szárazság	75,5	52,6	<0,0001
	Talajsterilizálás	2,9	2,04	0,1756
	Interakció	2	1,38	0,2593
Hajtás tömege (g)	Szárazság	77,3	63,7	<0,0001
	Talajsterilizálás	5	4,15	0,061
	Interakció	1,2	0,96	0,3449
RWR	Szárazság	28	6,04	0,0277
	Talajsterilizálás	1,2	0,26	0,6158
	Interakció	5,8	1,24	0,2845
SWR	Szárazság	28,4	6,09	0,0271
	Talajsterilizálás	1,1	0,23	0,6411
	Interakció	5,9	1,26	0,2807
StWR	Szárazság	0,7	0,11	0,7469
	Talajsterilizálás	2,1	0,34	0,5697
	Interakció	10,3	1,69	0,2152
LWR	Szárazság	55,9	21,81	0,0004
	Talajsterilizálás	7,8	3,04	0,1034
	Interakció	1	0,4	0,5354
LA (m ²)	Szárazság	64,2	66,31	<0,0001
	Talajsterilizálás	14,3	14,72	0,0018
	Interakció	10,4	10,76	0,0055
LAR (m ² /kg)	Szárazság	53,3	32,49	<0,0001
	Talajsterilizálás	12,1	7,4	0,0166
	Interakció	14,3	8,73	0,0104
RGR	Szárazság	49,4	17,42	0,0009
	Talajsterilizálás	8,4	2,96	0,1076
	Interakció	3,5	1,25	0,2824

F.4. táblázat. A *Calamagrostis epigeios* biomasszáját, biomassza-allokációját, levélterületét és növekedési ütemét leíró változókon végzett kétszemponos variancia-analízis eredményei. Rövidítések a 7. táblázatnak megfelelően. Szignifikancia határa $P < 0,05$, a szignifikáns hatást félkövér P emeli ki.

<i>Ch. gryllus</i>	Hatás	Variancia (%)	F	P
Teljes növény tömege (g)	Szárazság	12,5	6,32	0,0248
	Talajsterilizálás	59,4	30,01	<0,0001
	Interakció	2,2	1,12	0,3069
Gyökér tömege (g)	Szárazság	20	8,26	0,0127
	Talajsterilizálás	45,2	18,43	0,0007
	Interakció	0,6	0,23	0,6406
Szár tömege (g)	Szárazság	1,9	0,92	0,3533
	Talajsterilizálás	69,7	34,42	<0,0001
	Interakció	1,4	0,7	0,4177
Levél tömege (g)	Szárazság	10,8	9,11	0,0092
	Talajsterilizálás	71,2	59,76	<0,0001
	Interakció	4,3	3,61	0,0783
Hajtás tömege (g)	Szárazság	5,7	3,74	0,0737
	Talajsterilizálás	72,6	47,85	<0,0001
	Interakció	2,8	1,82	0,1983
RWR	Szárazság	11	2,36	0,1467
	Talajsterilizálás	20	4,31	0,0568
	Interakció	4	0,87	0,3671
SWR	Szárazság	4,6	1,28	0,2778
	Talajsterilizálás	45,2	12,6	0,0032
	Interakció	0,4	0,12	0,7387
StWR	Szárazság	6	1,69	0,2144
	Talajsterilizálás	42,7	11,97	0,0038
	Interakció	0,2	0,04	0,8404
LWR	Szárazság	1,2	0,25	0,6257
	Talajsterilizálás	27,9	5,69	0,0317
	Interakció	4,3	0,88	0,3642
LA (m ²)	Szárazság	10,6	13,23	0,0027
	Talajsterilizálás	70,3	88,14	<0,0001
	Interakció	7,9	9,94	0,007
LAR (m ² /kg)	Szárazság	1	0,3	0,5927
	Talajsterilizálás	43,3	13,11	0,0028
	Interakció	14,3	4,32	0,0566
RGR	Szárazság	12,4	6,24	0,0256
	Talajsterilizálás	59,4	29,86	<0,0001
	Interakció	2,2	1,1	0,3112

F.5. táblázat. A *Chrysopogon gryllus* biomasszáját, biomassza-allokációját, levélterületét és növekedési ütemét leíró változókon végzett kétszemponos variancia-analízis eredményei. Rövidítések a 7. táblázatnak megfelelően. Szignifikancia határa $P < 0,05$, a szignifikáns hatást félkövér P emeli ki.

<i>B. ischaemum</i>	Hatás	Variancia (%)	F	P
Teljes növény tömege (g)	Szárazság	26,2	8,46	0,0114
	Talajsterilizálás	4,3	1,4	0,2573
	Interakció	28,1	9,05	0,0094
Gyökér tömege (g)	Szárazság	42,2	25,56	0,0002
	Talajsterilizálás	1,4	0,86	0,3693
	Interakció	33,3	20,15	0,0005
Szár tömege (g)	Szárazság	4,4	0,96	0,344
	Talajsterilizálás	13	2,82	0,1152
	Interakció	21,4	4,66	0,0488
Levél tömege (g)	Szárazság	38,6	9,99	0,0069
	Talajsterilizálás	<0,1	0,01	0,9155
	Interakció	7,4	1,91	0,189
Hajtás tömege (g)	Szárazság	13,8	3,08	0,1010
	Talajsterilizálás	5,6	1,25	0,283
	Interakció	19,8	4,42	0,054
RWR	Szárazság	50,5	35,02	<0,0001
	Talajsterilizálás	2,3	1,56	0,2318
	Interakció	27	18,73	0,0007
SWR	Szárazság	49,8	34,6	<0,0001
	Talajsterilizálás	1,7	1,21	0,2898
	Interakció	26,5	18,41	0,0007
StWR	Szárazság	58,4	53,46	<0,0001
	Talajsterilizálás	12,9	11,85	0,004
	Interakció	10,5	9,56	0,008
LWR	Szárazság	7,4	1,62	0,2243
	Talajsterilizálás	13,1	2,87	0,1125
	Interakció	18,7	4,08	0,0629
LA (m ²)	Szárazság	35	8,2	0,0125
	Talajsterilizálás	1	0,24	0,6331
	Interakció	3,7	0,88	0,3654
LAR (m ² /kg)	Szárazság	2,6	0,7	0,4153
	Talajsterilizálás	24,1	6,5	0,0236
	Interakció	26	6,95	0,0196
RGR	Szárazság	26,2	8,46	0,0114
	Talajsterilizálás	4,3	1,4	0,2573
	Interakció	28,1	9,05	0,0094

F.6. táblázat. A *Bothriochloa ischaemum* biomasszáját, biomassza-allokációját, levélterületét és növekedési ütemét leíró változókon végzett kétszemponos variancia-analízis eredményei. Rövidítések a 7. táblázatnak megfelelően. Szignifikancia határa $P < 0,05$, a szignifikáns hatást félkövér P emeli ki.

<i>C. dactylon</i>	Hatás	Variancia (%)	F	P
Teljes növény tömege (g)	Szárazság	62,1	37,73	<0,0001
	Talajsterilizálás	14,4	8,77	0,0103
	Interakció	1,2	0,7	0,4156
Gyökér tömege (g)	Szárazság	40,1	33,2	<0,0001
	Talajsterilizálás	38,9	32,2	<0,0001
	Interakció	4,1	3,36	0,0883
Szár tömege (g)	Szárazság	42,3	11,17	0,0048
	Talajsterilizálás	4,1	1,09	0,3148
	Interakció	0,9	0,23	0,6359
Levél tömege (g)	Szárazság	51	21,52	0,0004
	Talajsterilizálás	14,1	5,94	0,0287
	Interakció	3	1,27	0,2794
Hajtás tömege (g)	Szárazság	53	19,23	0,0006
	Talajsterilizálás	7,5	2,72	0,1214
	Interakció	1,6	0,58	0,4578
RWR	Szárazság	3,4	2,71	0,1217
	Talajsterilizálás	79,1	63,48	<0,0001
	Interakció	<0,1	0,01	0,906
SWR	Szárazság	3,4	2,74	0,1203
	Talajsterilizálás	78,5	63,11	<0,0001
	Interakció	<0,1	0,02	0,9006
StWR	Szárazság	4,3	2,17	0,1628
	Talajsterilizálás	67	34,04	<0,0001
	Interakció	<0,1	0,01	0,9157
LWR	Szárazság	0,8	0,27	0,6094
	Talajsterilizálás	56,1	18,25	0,0008
	Interakció	0,4	0,13	0,7276
LA (m ²)	Szárazság	44,4	26,53	0,0001
	Talajsterilizálás	29,4	17,53	0,0009
	Interakció	5,1	3,03	0,1039
LAR (m ² /kg)	Szárazság	0,2	0,1	0,7534
	Talajsterilizálás	68,6	30,74	<0,0001
	Interakció	0,7	0,31	0,587
RGR	Szárazság	62,1	37,73	<0,0001
	Talajsterilizálás	14,4	8,77	0,0103
	Interakció	1,2	0,7	0,4156

F.7. táblázat. A *Cynodon dactylon* biomasszáját, biomassza-allokációját, levélterületét és növekedési ütemét leíró változókon végzett kétszemponos variancia-analízis eredményei. Rövidítések a 7. táblázatnak megfelelően. Szignifikancia határa $P < 0,05$, a szignifikáns hatást félkövér P emeli ki.

<i>D. alpina</i>	Hatás	Variancia (%)	F	P
RWC	Szárazság	83,9	203,4	<0,0001
	Talajsterilizálás	7,5	18,52	0,0007
	Interakció	1,9	4,71	0,0476
LT (mm)	Szárazság	9,6	1,56	0,2316
	Talajsterilizálás	4,3	0,7	0,4184
	Interakció	<0,1	<0,01	0,9407
LD (g/cm ³)	Szárazság	16,8	4,82	0,0455
	Talajsterilizálás	34,3	9,83	0,0073
	Interakció	0,4	0,11	0,7421
<i>C. epigeios</i>	Hatás	Variancia (%)	F	P
RWC	Szárazság	12,7	2,54	0,1332
	Talajsterilizálás	17	3,38	0,0872
	Interakció	<0,1	<0,01	0,9711
LT (mm)	Szárazság	13,8	4,46	0,0533
	Talajsterilizálás	14,5	4,69	0,0482
	Interakció	32,7	10,55	0,0058
LD (g/cm ³)	Szárazság	5	0,95	0,3455
	Talajsterilizálás	22	4,22	0,059
	Interakció	<0,1	0,01	0,9314
<i>Ch. gryllus</i>	Hatás	Variancia (%)	F	P
RWC	Szárazság	84,9	120,6	<0,0001
	Talajsterilizálás	3	4,32	0,0565
	Interakció	1,6	2,31	0,1505
LT (mm)	Szárazság	0,3	0,05	0,8299
	Talajsterilizálás	3	0,43	0,5219
	Interakció	0,5	0,08	0,7824
LD (g/cm ³)	Szárazság	7,3	1,77	0,2042
	Talajsterilizálás	15,8	3,85	0,07
	Interakció	23,5	5,74	0,0311
<i>B. ischaemum</i>	Hatás	Variancia (%)	F	P
RWC	Szárazság	53,3	36,26	<0,0001
	Talajsterilizálás	21,3	14,46	0,0019
	Interakció	2,9	1,96	0,1828
LT (mm)	Szárazság	5,3	2,2	0,1601
	Talajsterilizálás	54,3	22,54	0,0003
	Interakció	11,4	4,74	0,0472
LD (g/cm ³)	Szárazság	23,1	5,49	0,0345
	Talajsterilizálás	7,9	1,87	0,1926
	Interakció	8	1,89	0,1913
<i>C. dactylon</i>	Hatás	Variancia (%)	F	P
RWC	Szárazság	4	0,87	0,3673
	Talajsterilizálás	16,3	3,52	0,0816
	Interakció	11,5	2,48	0,1373
LT (mm)	Szárazság	6,7	2	0,1784
	Talajsterilizálás	46,8	14,06	0,0022
	Interakció	0,6	0,17	0,6832
LD (g/cm ³)	Szárazság	5,6	0,91	0,3568
	Talajsterilizálás	2,7	0,43	0,5222
	Interakció	3,8	0,61	0,4464

F.8. táblázat. A szárazságkezelés és a talajsterilizálás hatását mutató kétszemponos variancia-analízis eredményeit összefoglaló táblázat. Rövidítések a 12. táblázatnak megfelelően. A szignifikánsnak tekintett különbség határa $P < 0,05$. A szignifikáns különbségek P értékei félkövér betűtípussal vannak kiemelve.

<i>D. alpina</i>	Hatás	Variancia (%)	F	P
P_n	Szárazság	40,4	19,62	0,0006
	Talajsterilizálás	30,2	14,67	0,0018
	Interakció	0,6	0,28	0,604
g_s	Szárazság	54,7	21,02	0,0004
	Talajsterilizálás	8,1	3,12	0,0993
	Interakció	1,4	0,52	0,4814
PWUE	Szárazság	48	13,99	0,0022
	Talajsterilizálás	1,6	0,46	0,5067
	Interakció	1,9	0,55	0,4725
F_v/F_m	Szárazság	36,8	12,02	0,0038
	Talajsterilizálás	14,6	4,75	0,0468
	Interakció	3,8	1,25	0,2832
F_v'/F_m'	Szárazság	11,4	2,08	0,1714
	Talajsterilizálás	9,5	1,73	0,2096
	Interakció	1,3	0,24	0,6352
$\phi PSII$	Szárazság	1,8	0,46	0,5076
	Talajsterilizálás	43,2	11,19	0,0048
	Interakció	2,7	0,7	0,4156
qP	Szárazság	0,1	0,02	0,8959
	Talajsterilizálás	39,8	9,67	0,0077
	Interakció	5	1,22	0,2884
NPQ	Szárazság	0,5	0,1	0,7886
	Talajsterilizálás	2	0,29	0,6005
	Interakció	1,1	0,15	0,7003
ETR	Szárazság	1,8	0,46	0,5096
	Talajsterilizálás	43,2	11,15	0,0049
	Interakció	2,7	0,7	0,4175

F.9. táblázat. A két kezelés hatását mutató kétszemponos variancia-analízis eredménye a *Danthonia alpina* fotoszintetikus aktivitását leíró változók esetében. Rövidítések a 14. táblázatnak megfelelően. A szignifikánsnak tekintett különbség határa $P < 0,05$. A szignifikáns különbségek P értékei félkövér betűtípussal vannak kiemelve.

<i>C. epigeios</i>	Hatás	Variancia (%)	F	P
P_n	Szárazság	4,8	0,81	0,3844
	Talajsterilizálás	3,3	0,55	0,4688
	Interakció	8,8	1,48	0,2437
g_s	Szárazság	1,4	0,23	0,6408
	Talajsterilizálás	8,6	1,41	0,2554
	Interakció	2,7	0,45	0,5148
PWUE	Szárazság	<0,1	<0,01	0,9893
	Talajsterilizálás	5,3	0,8	0,3866
	Interakció	2,4	0,36	0,5568
F_v/F_m	Szárazság	15,5	2,77	0,1183
	Talajsterilizálás	5,9	1,06	0,3208
	Interakció	<0,1	<0,01	0,9448
F_v'/F_m'	Szárazság	1,9	0,3	0,5918
	Talajsterilizálás	1	0,16	0,6998
	Interakció	9,1	1,46	0,2469
$\phi PSII$	Szárazság	1,8	0,28	0,6072
	Talajsterilizálás	2,9	0,44	0,5169
	Interakció	1,4	0,21	0,6516
qP	Szárazság	4,8	0,73	0,4068
	Talajsterilizálás	3,7	0,57	0,4646
	Interakció	<0,1	<0,01	0,9442
NPQ	Szárazság	<0,1	0,01	0,9365
	Talajsterilizálás	1,5	0,21	0,635
	Interakció	0,7	0,1	0,7561
ETR	Szárazság	1,9	0,28	0,6052
	Talajsterilizálás	2,9	0,44	0,5185
	Interakció	1,4	0,22	0,6495

F.10. táblázat. A két kezelés hatását mutató kétszemponos variancia-analízis eredménye a *Calamagrostis epigeios* fotoszintetikus aktivitását leíró változók esetében. Rövidítések a 14. táblázatnak megfelelően. A szignifikánsnak tekintett különbség határa $P < 0,05$. A szignifikáns különbségek P értékei félkövér betűtípussal vannak kiemelve.

<i>Ch. gryllus</i>	Hatás	Variancia (%)	F	P
P_n	Szárazság	2	0,3	0,5915
	Talajsterilizálás	6,1	0,92	0,353
	Interakció	0,2	0,02	0,8767
g_s	Szárazság	0,2	0,03	0,8572
	Talajsterilizálás	0,4	0,06	0,8065
	Interakció	14,7	2,43	0,1416
PWUE	Szárazság	1,8	0,27	0,612
	Talajsterilizálás	0,8	0,13	0,7264
	Interakció	6,5	1	0,3335
F_v/F_m	Szárazság	<0,1	<0,01	0,966
	Talajsterilizálás	17,8	3,17	0,0969
	Interakció	5,2	0,92	0,3543
F_v'/F_m'	Szárazság	1,2	0,32	0,5797
	Talajsterilizálás	4,3	1,13	0,3059
	Interakció	43	11,18	0,0048
$\phi PSII$	Szárazság	<0,1	<0,01	0,999
	Talajsterilizálás	3,2	0,59	0,4535
	Interakció	20,2	3,78	0,0722
qP	Szárazság	<0,1	0,01	0,9427
	Talajsterilizálás	6,4	1,06	0,3207
	Interakció	7,9	1,31	0,2716
NPQ	Szárazság	19,7	3,63	0,0775
	Talajsterilizálás	2,5	0,47	0,5039
	Interakció	2,5	0,45	0,5116
ETR	Szárazság	<0,1	<0,01	0,999
	Talajsterilizálás	3,1	0,59	0,4551
	Interakció	20,1	3,77	0,0726

F.11. táblázat. A két kezelés hatását mutató kétszemponos variancia-analízis eredménye a *Chrysopogon gryllus* fotoszintetikus aktivitását leíró változók esetében. Rövidítések a 14. táblázatnak megfelelően. A szignifikánsnak tekintett különbség határa $P < 0,05$. A szignifikáns különbségek P értékei félkövér betűtípussal vannak kiemelve.

<i>B. ischaemum</i>	Hatás	Variancia (%)	F	P
P_n	Szárazság	4,6	0,7	0,416
	Talajsterilizálás	2,7	0,4	0,5354
	Interakció	0,3	0,04	0,8419
g_s	Szárazság	0,3	0,08	0,788
	Talajsterilizálás	31,4	8,9	0,0099
	Interakció	13,8	3,91	0,0681
PWUE	Szárazság	5,5	2	0,1785
	Talajsterilizálás	27,4	10,05	0,0068
	Interakció	22,7	8,34	0,0119
F_v/F_m	Szárazság	10,3	1,67	0,2177
	Talajsterilizálás	0,1	0,01	0,9115
	Interakció	3,4	0,55	0,4708
F_v'/F_m'	Szárazság	1,2	0,24	0,6316
	Talajsterilizálás	7	1,37	0,2613
	Interakció	22,8	4,47	0,0529
$\phi PSII$	Szárazság	21,4	4,41	0,0544
	Talajsterilizálás	1,5	0,32	0,5827
	Interakció	8	1,66	0,2191
qP	Szárazság	17,5	3,23	0,0938
	Talajsterilizálás	5,2	0,97	0,3418
	Interakció	1	0,19	0,6736
NPQ	Szárazság	0,1	0,01	0,9095
	Talajsterilizálás	<0,1	<0,01	0,9749
	Interakció	1,4	0,2	0,6638
ETR	Szárazság	21,4	4,41	0,0544
	Talajsterilizálás	1,5	0,32	0,5827
	Interakció	8	1,66	0,2191

F.12. táblázat. A két kezelés hatását mutató kétszemponos variancia-analízis eredménye a *Bothriochloa ischaemum* fotoszintetikus aktivitását leíró változók esetében. Rövidítések a 14. táblázatnak megfelelően. A szignifikánsnak tekintett különbség határa $P < 0,05$. A szignifikáns különbségek P értékei félkövér betűtípussal vannak kiemelve.

<i>C. dactylon</i>	Hatás	Variancia (%)	F	P
P_n	Szárazság	0,6	0,14	0,7146
	Talajsterilizálás	35,9	7,93	0,0138
	Interakció	0,1	0,01	0,9143
g_s	Szárazság	1,6	0,26	0,6168
	Talajsterilizálás	3,2	0,52	0,4834
	Interakció	6,8	1,1	0,3128
PWUE	Szárazság	0,1	0,02	0,895
	Talajsterilizálás	25	4,77	0,0466
	Interakció	0,4	0,07	0,7992
F_v/F_m	Szárazság	10,8	1,73	0,2099
	Talajsterilizálás	1,3	0,21	0,6511
	Interakció	0,1	0,01	0,9097
F_v'/F_m'	Szárazság	16,2	3,04	0,1032
	Talajsterilizálás	<0,1	<0,01	0,9626
	Interakció	9	1,68	0,2154
$\phi PSII$	Szárazság	1,4	0,23	0,6375
	Talajsterilizálás	16,6	2,84	0,1138
	Interakció	<0,1	<0,01	0,9905
qP	Szárazság	0,8	0,14	0,7132
	Talajsterilizálás	17	3,05	0,1026
	Interakció	2,4	0,42	0,5264
NPQ	Szárazság	16,5	3,17	0,0967
	Talajsterilizálás	3,3	0,64	0,4369
	Interakció	8,2	1,58	0,2291
ETR	Szárazság	1,4	0,23	0,6378
	Talajsterilizálás	16,5	2,82	0,115
	Interakció	<0,1	<0,01	0,9986

F.13. táblázat. A két kezelés hatását mutató kétszemponos variancia-analízis eredménye a *Cynodon dactylon* fotoszintetikus aktivitását leíró változók esetében. Rövidítések a 14. táblázatnak megfelelően. A szignifikánsnak tekintett különbség határa $P < 0,05$. A szignifikáns különbségek P értékei félkövér betűtípussal vannak kiemelve.